

SÉRIE A N° 880
N° D'ORDRE 1695

THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

le grade de docteur ès sciences naturelles

par René de LITARDIÈRE,

PRÉPARATEUR DE BOTANIQUE À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

1^{ère} THÈSE. *Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocnèse
somatique des Filicinées.*

2^{ème} THÈSE. *Propositions données par la Faculté.*

soutenues le 10 DEC 1921, devant la Commission d'Examen

MM. GASTON BONNIER, *Président.*

GENTIL, }
PORTIER, } *Examineurs.*

LIERRE

Imprimerie de JOSEPH VAN IN & C^{ie}

1921

Recherches sur l'élément chromosomique
dans la caryocinèse somatique des Filicinées

ERRATA

Pages 90 (lignes 19 et 27), 92 (lignes 15 et 17), 162 (ligne 11), *au lieu de* : le var., *lire* : la var.

Page 129 (ligne 3 de la note), *au lieu de* : Boulier, *lire* : Boubier.

Page 135 (ligne 23), *au lieu de* : second, *lire* : troisième.

Page 135 (ligne 24), *au lieu de* : troisième, *lire* : second.

Page 137 (ligne 23), *après* : non alvéolisés, *ajouter* : et de chromosomes alvéolisés.

Page 246 (ligne 31), *au lieu de* : plus, *lire* : moins.

Page 222 (ligne 32), *au lieu de* : gaines, *lire* : gaines.

Planche VI, *au lieu de* : Polypodiacées (194-213), *lire* : Polypodiacées (194-205 c).

THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

le grade de docteur ès sciences naturelles

par René de LITARDIÈRE,

PRÉPARATEUR DE BOTANIQUE À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

1^{ère} THÈSE. *Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées.*

2^{ème} THÈSE. *Propositions données par la Faculté.*

soutenues le 10 DEG 1921, devant la Commission d'Examen



MM. GASTON BONNIER, *Président.*

GENTIL, }
PORTIER, } *Examineurs.*

L I E R R E

Imprimerie de JOSEPH VAN IN & Cie

1921

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

	MM.	
<i>Doyen</i>	F. HOUSSAY, <i>Professeur</i>	Zoologie.
<i>Professeurs honoraires</i>	{ P. PUISEUX.	
	{ VÉLAIN	
	{ BOUSSINESQ.	
<i>Professeurs</i>	{ LIPPMANN	Physique.
	{ BOUTY	Physique.
	{ E. PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	{ Y. DELAGE	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston BONNIER	Botanique.
	KÖNIGS	Mécanique physique et expérimentale
	GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique.
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER	Astronomie.
	PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste
	HAUG	Géologie.
	H. LE CHATELIER	Chimie.
	Gabriel BERTRAND	Chimie biologique.
	Mme P. CURIE	Physique générale.
	CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
	G. URBAIN	Chimie.
	Émile BOREL	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	MARCHIS	Aviation.
	Jean PERRIN	Chimie physique.
	G. PRUVOT	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT	Botanique.
	ABRAHAM	Physique.
	CARTAN	Mécanique rationnelle.
	Cl. GUICHARD	Géométrie supérieure.
	MOLLIARD	Physiologie végétale.
	LEBESGUE	Application de l'analyse à la géométrie.
	LAPIQUE	Physiologie.
	GENTIL	Géographie physique.
	VESSIOT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	COTTON	Physique théorique et Physique céleste.
	N.	Histologie.
	N.	Mathématiques générales.
<i>Professeurs adjoints</i>	{ LEDUC	Physique.
	{ HÉROUARD	Zoologie
	{ LÉON BERTRAND	Géologie
	{ RÉMY PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	{ LESPIEAU	Chimie
	{ SAGNAC	Physique (Enseignement P. C. N.).
	{ PEREZ	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	{ RABAUD	Biologie générale.
	{ PORTIER	Physiologie.
	{ BLAISE	Chimie organique.
<i>Secrétaire</i>	{ PÉCHARD	Chimie (P. C. N.).
	D. TOMBECK.	

Recherches sur l'élément chromosomique

dans la caryocinèse somatique des Filicinées

INTRODUCTION.

Les paroles que CARNOY prononçait, le 5 mars 1887, à la Société belge de microscopie, n'ont certainement pas perdu toute leur actualité. « Malgré, disait-il, l'immense quantité de travaux qui ont été publiés sur la cellule depuis près d'un siècle, la cytologie — la science de la cellule — n'est point faite; elle se fait lentement, péniblement, au milieu, j'allais dire à la faveur, des innombrables contradictions dont ces travaux sont parsemés et qui ont fait dire, non sans quelque apparence de raison, qu'il est rare de rencontrer deux biologistes qui soient d'accord et qui marchent la main dans la main ».

Aujourd'hui encore la science de la cellule n'est pas faite. Si beaucoup de points sont définitivement acquis, nombre de problèmes restent obscurs, nombre d'hypothèses demandent confirmation.

« La cytologie, ajoutait CARNOY, en parodiant une phrase de MONTAIGNE, est une de ces grandes personnes revêches, ardues et quineuses, qui veulent être gagnées par beaucoup de soin, d'attention et de persévérance ».

Rien n'est plus vrai. Ce n'est qu'en travaillant sans relâche, en élargissant notre champ d'investigations, en reprenant avec une technique sûre l'examen d'objets qui paraissent aberrants, que l'on parviendra à asseoir cette science sur des bases inébranlables.

Parmi les groupes végétaux les moins étudiés, figure celui des Pteridophytes. C'est sur lui qu'ont porté mes recherches, jusqu'à présent limitées aux Filicinées. Cependant je me suis trouvé entraîné à examiner plusieurs espèces de Phanérogames, soit pour contrôler certaines assertions des auteurs, soit pour y trouver des termes de comparaison.

Le présent mémoire contient les résultats de mes observations sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique; je réserve pour une publication ultérieure ceux relatifs aux cinèses de maturation.

Ce travail est divisé en trois parties. La première, précédée de quelques pages consacrées à l'indication des espèces que j'ai utilisées comme sujets d'étude, puis aux procédés de technique, est réservée à l'évolution caryocinétique des chromosomes; elle comporte : 1° un aperçu bibliographique concernant les plantes supérieures en général, puis les Ptéridophytes en particulier; 2° la relation des observations que j'ai faites et qui se rapportent à plus de soixante espèces appartenant à toutes les familles des Filicinées, sauf les Matoniacées dont je n'ai pu me procurer de matériaux. La deuxième partie traite du nombre, des dimensions et du groupement des chromosomes; cette partie comporte, de même que la première, un aperçu bibliographique et la relation de mes observations. Dans une troisième partie, j'ai examiné, à la lumière des faits que j'ai moi-même établis, la valeur des interprétations proposées au sujet des phénomènes chromosomiques et je me suis efforcé de les interpréter à mon tour de la façon la plus plausible. Enfin suivent des conclusions qui résument le travail.

Mes recherches ont été poursuivies au laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Poitiers, à la Station de Biologie végétale de Mauroc, près Saint-Benoît (Vienne), et au laboratoire de Cytologie du Professeur Grégoire, à l'Institut CARNOY de Louvain.

C'est pour moi le plus impérieux et le plus agréable des devoirs que d'affirmer ici mes respectueux sentiments de reconnaissance à MM. les Professeurs GRÉGOIRE et MAIGE pour les très précieux conseils qu'ils n'ont cessé de me prodiguer au cours de mes travaux. Je dois remercier tout particulièrement l'éminent cytologiste de Louvain d'avoir bien voulu m'accepter dans son laboratoire.

Je n'oublierai pas non plus ceux qui ont facilité ma tâche. M. le Professeur LESTER SHARP, de la Cornell University, Ithaca, New-York, m'a aimablement procuré du matériel de *Marsilia quadrifolia* et m'a envoyé plusieurs notes bibliographiques. M. le Professeur WILSON SMITH, de Toronto (Canada), a eu la gracieuseté de me communiquer quelques-unes de ses préparations d'*Osmunda regalis*. M. BOULENGER, conservateur en chef au Muséum d'Histoire-Naturelle de Londres, a obligeamment mis à ma disposition, lors de mon séjour dans cette ville, des volumes appartenant à la bibliothèque du Muséum. M. le Dr DE TAVEL, de Berne, a bien voulu

identifier quelques Fougères exotiques que je lui ai soumises. M. le Professeur DE WILDEMAN, directeur du Jardin botanique de l'État à Bruxelles, la direction des Jardins royaux de Kew, m'ont permis de fixer du matériel pris dans les riches collections de ces établissements. Enfin M. AYLIES, inspecteur adjoint de l'Enregistrement à Corte, M. le Professeur CORBIÈRE, de Cherbourg, M. RALLET, instituteur à Prissac (Indre), M. WALTER, de Saverne, M. le Professeur WENT, d'Utrecht, ont eu la grande complaisance de m'envoyer des exemplaires vivants d'un certain nombre de Filicinées. A tous, j'adresse l'expression de ma plus vive gratitude.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556008_0023

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

I. MATÉRIEL.

Les espèces qui m'ont servi comme objets d'étude sont les suivantes :

Hyménophyllacées :

Trichomanes reniforme (PRESL) FORST.

— *colensoi* HOOK. f.

— *radicans* SW.

Hymenophyllum asplenoides SW.

— *demissum* (FORST.) SW.

— *fucoides* SW.

— *tunbridgense* (L.) SM.

Cyathéacées :

Dicksonia antarctica (PRESL) LAB.

Cibotium regale (BAK.) LINDEN

Alsophila excelsa R. BR.

— *phalerata* MART.

— *Marshalliana* LINDEN

Polypodiacées :

Cystopteris bulbifera (L.) BERNH.

Dryopteris mollis (JACQ.) HIERON. (*Nephrodium molle* R. BR.)

— . *Filix-mas* (L.) SCHOTT subsp. *eu-Filix-mas* R. LIT. var. *crenata* (MILDE) HAYEK

— *Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri* NEWM. (*Lastrea pseudo-mas* WOLL.)

— *spinulosa* (MÜLL.) O. KTZE subsp. *dilatata* (HOFFM.) C. CHRISTEN var. *oblonga* (MILDE) R. LIT.

- × *Dryopteris subalpina* (BORBAS) R. LIT. (1) = *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas*
 × *spinulosa* subsp. *dilatata* R. LIT.
 — *setigera* (BLUME) O. KTZE
Oleandra articulata (SW.) PRESL
Nephrolepis exaltata (L.) SCHOTT
 — — forma *Piersonii* HORT.
 — — forma *Whitmanii* HORT.
Saccoloma domingense (SPR.) PRANTL (*S. Plumieri* CHRIST.)
Dennstedtia cornuta (KAULF.) METT.
Phyllitis Scolopendrium (L.) NEWM.
 — — forma *crispum* (WILLD.)
 — — forma *ramo-marginatum* (HORT.)
Asplenium Trichomanes L.
 — *Adiantum nigrum* L. subsp. *nigrum* HEUFL. var. *argutum* (KAULF.)
 HEUFL.
Blechnum occidentale L.
Woodwardia radicans (L.) SM.
Doodia aspera R. BR.
Pellaea viridis (FORSK.) PRANTL
Adiantum capillus-veneris L.
 — *cuneatum* LANGSD. et FISCH.
 — *hispidulum* SW.
Pteris cretica L.
 — — var. *Ouvrardii* HORT.
 — — var. *albo-lineata* HORT.
 — *multifida* POIR. (*L. serrulata* L. f., non FORSK.)
 — *dentata* FORSK. (*P. flabellata* THBG.)
 — *tremula* R. BR.
Polypodium aureum L.
 — *vulgare* L. var. *commune* MILDE
 — — , forma *cornubiense* (MOORE) [*P. vulgare* var. *cornubiense* MOORE;
 P. vulgare var. *elegantissimum* A. STANSF.]
 × — *Schneideri* HORT. (non CHRIST) = *P. aureum* × *vulgare* forma *cornubiense*
Platycerium bifurcatum (CAV.) C. CHRISTEN. (*P. alcornu* DESV.)

Parkériacées :

Ceratopteris thalictroides (L.) BRONGN.

(1) Cet hybride, auquel j'avais donné le nom de *Dryopteris Borbastii* (*Fougères des Deux Sèvres*; Bull. Soc. Bot. Deux-Sèvres, p. 89, 1910, et *Sur quelques Fougères françaises*; Bull. géogr. bot., p. 273, 1911) doit porter, dans le genre *Dryopteris*, conformément aux prescriptions du Congrès de Vienne de 1905, le nom de *D. subalpina*.

Schizéacées :

Lygodium japonicum (THBG.) SW.

Gleichéniacées :

Gleichenia flabellata R. BR.

Osmundacées :

Leptopteris superba (COL.) PRESL

Osmunda cinnamomea L.

— *regalis* L. var. *obtusiuscula* MILDE

— — var. *Plumieri* (TAUSCH.) MILDE

Salviniacées :

Azolla caroliniana WILLD.

Salvinia auriculata AUBLET

— *natans* (L.) ALL.

Marsiléacées :

Marsilea quadrifolia L.

— *Drummondii* A. BR.

Pilularia globulifera L.

Marattiacées :

Angiopteris evecta (FORST.) HOFFM.

— *D'Urvilleana* DE VRIES

Marattia fraxinea SM.

Ophioglossacées :

Ophioglossum vulgatum L.

J'ai utilisé presque toujours les extrémités de jeunes racines, mais quelquefois, à défaut de celles-ci, les extrémités de rhizomes ou les très jeunes feuilles (*Hymenophyllum*, *Trichomanes reniforme* et *Colensoi*, *Salvinia*).

II. TECHNIQUE.

La fixation des matériaux a été faite « *in situ* », en général entre 9 heures et 10 heures ou vers 14 heures.

J'ai employé presque uniquement, comme fixateur, le liquide de FLEM-

MING, modifié selon la formule de BENDA-MEVES (1), liquide qui m'a toujours donné d'excellents résultats. Par comparaison, je me suis servi parfois des solutions forte et faible de FLEMMING, du picroformol de BOUIN et de l'alcool-acétique; mais je les ai abandonnés, sauf dans des cas exceptionnels, ainsi que la « *medium chromo-acetic solution* » de CHAMBERLAIN, que j'avais utilisée au début de mes recherches.

Le fixateur de BENDA, dont l'usage est encore bien peu répandu, ne saurait vraiment être trop recommandé pour l'étude des structures chromosomiques. Par suite de la très faible quantité d'acide acétique qui entre dans sa composition, il conserve parfaitement la structure des chromosomes, sans en amener le gonflement propre aux liquides contenant une quantité notable de cette substance. Pour les objets de petit calibre, comme sont, en général, presque toutes les racines de Fougères, ce fixateur permet aussi bien l'étude des noyaux centraux que périphériques.

La durée de fixation a été de 48 heures. Elle a cependant été réduite avec succès à 14 heures, et même 7 heures, pour les très petites racines d'*Azolla* et de *Pilularia*.

Après la fixation, les objets ont été lavés 2 heures au maximum à l'eau courante.

La déshydratation a été faite suivant la méthode habituelle. J'ai toutefois abrégé le temps d'immersion dans les alcools, sauf dans l'alcool à 80° où les objets restaient souvent de deux à trois jours (2); dans les alcools faibles ils étaient laissés une heure, une demi-heure dans l'alcool à 95°, une demi-heure également dans l'alcool absolu, dans le mélange d'alcool absolu et de chloroforme le temps nécessaire pour qu'ils tombent au fond du récipient, en général de cinq à dix minutes, parfois seulement une ou deux minutes, puis le même laps de temps dans le chloroforme pur.

Mis dans un mélange à parties égales de chloroforme et de paraffine à 52°, les matériaux ont été placés pendant cinq heures dans l'étuve à 35° en godets couverts; puis, de là, transportés à l'étuve à 55° dans de la paraffine pure, où je les ai laissés seulement dix minutes. Un long séjour dans

(1) Solution d'acide chromique à 1 % 45cc
 Solution d'acide osmique à 2 % 12cc
 Acide acétique cristallisable VI gttes.

(2) J'ai dû, pendant la guerre, laisser séjourner des racines plus d'un an et demi dans l'alcool à 80°; il n'en est résulté aucune altération de structure, ni aucune défectuosité en ce qui concerne la coloration.

le chloroforme et dans la paraffine chaude est pernicieux : il rend les objets cassants et peut altérer les structures nucléaires.

J'ai également employé, avec succès, une méthode d'enrobage beaucoup plus rapide :

Alcool à 30°	}	10 minutes dans chaque alcool.
— 50°		
— 70°		
— 80°		
— 95°		
— 100°		

Mélange d'alcool à 100° et de chloroforme 5 minutes.

Chloroforme 5 minutes.

Mélange de chloroforme et de paraffine (à 35°) 1 h. 30.

Paraffine pure 10 minutes.

Les blocs ont été le plus souvent débités à 4 μ ou à 5 μ .

Avant la coloration, les préparations ont toujours été passées à l'eau oxygénée (solution fraîche officinale à 12 volumes). En général une action de vingt à trente minutes a été suffisante, mais par contre, pour certaines espèces comme *Phyllitis Scolopendrium*, *Oleandra articulata*, *Dicksonia antarctica*, *Osmunda regalis*, etc., qui possèdent dans le périlème et dans le dermatogène de leur racine une grande quantité de gouttelettes graisseuses, un séjour prolongé de plusieurs heures est nécessaire; il ne s'en suit du reste aucune altération apparente.

Je me suis servi constamment de la coloration à l'hématoxyline ferrique d'HEIDENHAIN, avec mordantage de six à douze heures dans l'alun de fer (solution aqueuse à 2,5 %) et en général séjour de vingt-quatre heures dans le bain d'hématoxyline (solution aqueuse à 0,5 %). Après la régression, un lavage de quelques minutes à l'eau est amplement suffisant.

Dans certains cas, il est bon soit de faire deux lots de préparations, les unes assez régressées pour étudier les chromosomes métaphasiques ou anaphasiques qui retiennent fortement le colorant, de même que pour les stades du début de la télophase, les autres où la régression a été moins poussée pour l'étude des noyaux interphasiques ou quiescents et ceux de la prophase, soit, ce qui est plus simple, et ce que j'ai fait maintes fois, de décolorer et

de recolorer une même préparation suivant les figures sur lesquelles on veut porter son attention.

La triple coloration de FLEMMING donne des résultats bien moins favorables pour l'étude de l'élément chromosomique que celle d'HEIDENHAIN, elle est en outre très aléatoire ; aussi en ai-je complètement rejeté l'emploi.

PREMIÈRE PARTIE.

Évolution caryocinétique des chromosomes.

I. APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE.

Avant de commencer l'exposé de l'état de nos connaissances sur les phénomènes concernant l'évolution caryocinétique des chromosomes (1), il est indispensable d'indiquer la nomenclature que nous suivrons pour dénommer les différentes périodes de cette évolution, tant au cours de cet aperçu bibliographique que dans le reste du mémoire.

Les processus de la caryocinèse somatique, on le sait, ont été divisés en plusieurs phases : *prophase*, *métaphase*, *anaphase*. Un *stade quiescent* et un *stade interphasique* ont également été distingués pour désigner l'état du noyau qui n'est pas en division.

Avec LUNDEGÅRDH (1912) et SHARP (1914 ^A), je réserverai le terme de stade d'*interphase* pour les noyaux des régions méristématiques qui sont encore appelés à se diviser, soit sans période d'arrêt, soit après une courte période, appliquant le terme de noyaux *quiescents* aux noyaux des régions sous-méristématiques dont l'activité cinétique est fort ralentie ou même qui ne se diviseront plus.

On peut dire, d'une manière générale, que les phénomènes chromosomiques qui se déroulent durant la *télophase* (et débutent parfois dès l'*anaphase*) sont caractérisés par une sorte de *dispersion* de la substance des chromosomes, ceux-ci se défaisant, pour ainsi dire, graduellement; la *prophase* comporte inversement une reconcentration de la substance chromosomique.

VEJDOVSKÝ (1907, 1912) a créé deux termes pour désigner ces phénomènes : *Katachromasis* et *Anachromasis* (2). Aucun auteur n'a encore suivi

(1) Je ne mentionnerai que les résultats des travaux effectués sur les végétaux supérieurs. J'indiquerai cependant quelques interprétations de portée générale établies pour des végétaux non vasculaires, parfois même pour des animaux.

(2) VEJDOVSKÝ emploie aussi indifféremment « *Katachromase* » et « *Anachromase* ».

le cytologiste tchèque, mais il m'a semblé que la reprise de ces noms était fort utile et ceci d'autant plus qu'ils caractérisent parfaitement l'état du noyau pendant les périodes de télophase et de prophase.

Je conserverai néanmoins les termes *télophase* et *prophase* pour distinguer des *périodes caryocinétiques*, car ceux de *catachromase* et d'*anachromase* ne représentent que *l'un des processus* appartenant d'un côté à la télophase, de l'autre à la prophase.

Il faut d'ailleurs remarquer que si l'anachromase coïncide entièrement avec la période prophasique, la catachromase peut, dans un certain nombre d'espèces, tout en demeurant le phénomène essentiel de la télophase, empiéter sur l'anaphase.

Les termes *métaphase* et *anaphase* peuvent sans inconvénients être conservés, pensons-nous, dans une étude d'évolution chromosomique.

Je résumerai dans le tableau suivant la terminologie ci-dessus exposée :

Périodes d'évolution caryocinétique	Phases d'évolution chromosomique
Prophase	Anachromase ou phase anachromasique
Métaphase	Métaphase — métaphasique
Anaphase	Anaphase — anaphasique
Télophase	Catachromase — catachromasique
Période de non évolution caryocinétique	Interphase État quiescent

Je commencerai toujours l'exposé des processus chromosomiques, ainsi que l'ont fait en particulier GRÉGOIRE, DEHORNE, M^{lle} DIGBY (1919), en envisageant en premier lieu la catachromase, car c'est à la lumière des phénomènes catachromasiques qu'il est seulement possible d'interpréter les autres avec sûreté.

Dans une première section j'envisagerai ce qui a trait aux plantes supérieures en général, puis dans une deuxième section le résultat des travaux concernant les Ptéridophytes en particulier.

SECTION I.

§ I. La catachromase.

Les phénomènes qui se déroulent postérieurement au « tassement polaire », au moment où le noyau-fille se reconstitue, sont les phénomènes

essentiels, pour ainsi dire, de toute l'évolution chromosomique, puisque, suivant le mode par lequel ils procèdent, il s'en suit une marche différente des stades ultérieurs.

Ils ont été envisagés de façons diverses par les auteurs, et alors que pour les uns les éléments chromosomiques persisteraient, mais en subissant ordinairement des modifications assez profondes de leur structure, pour les autres ils se dissoudraient totalement ou en majeure partie. Nous diviserons donc notre exposé d'après ces deux points de vue.

A. Persistance de l'élément chromosomique.

Les diverses modalités, signalées par les cytologistes qui admettent la persistance d'une structure chromosomique après la télophase, peuvent se grouper comme suit :

1° Les chromosomes subiraient une *alvéolisation* de leur substance, devenant ainsi des *bandes alvéolisées*.

2° Ils seraient le siège d'une *division longitudinale*, division qui aurait son effet à l'anaphase de la cinèse suivante.

3° Ils se transformeraient en *éléments spiralés*, soit *simples*, soit *doubles*; ce dernier cas constituerait une modalité du type précédent.

4° Ils se segmenteraient en *granules*, se présentant suivant les cas en séries *doubles* ou en séries *simples*.

5° Ils ne subiraient qu'un seul *étirement* de leur substance ou bien un processus d'écoulement amenant la formation d'agrégats chromatiques, ou encore ne présenteraient guère de modifications morphologiques.

1° Alvéolisation.

C'est en 1898, dans le mémoire d'EISMOND, relatif aux blastomères de l'œuf d'*Axolotl*, que l'on trouve pour la première fois la description d'une alvéolisation des chromosomes à la période télophasique, alvéolisation pouvant se produire dès la métaphase et même à la fin de la prophase : ce phénomène n'est d'ailleurs pas considéré par l'auteur comme le début de la division longitudinale des chromosomes.

L'année suivante, NĚMEC observe, cette fois chez les végétaux, dans l'*Allium Cepa*, un processus semblable, un refoulement de la chromatine à la périphérie du chromosome, celui-ci présentant alors une série axiale d'alvéoles.

Ces aspects d'alvéolisation, seulement entrevus du reste par les cytologistes précédents, et dont ils n'ont pas suivi exactement l'évolution ultérieure, ont été par la suite décrits en détail dans le *Trillium grandiflorum* par GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904), puis retrouvés dans un certain nombre d'espèces d'Angiospermes, Gymnospermes et Ptéridophytes : divers *Allium* (GRÉGOIRE, 1906, et NĚMEC, 1910), *Paris quadrifolia* (GRÉGOIRE, 1906, et BOLLES LEE, 1913) (1), *Galtonia candicans* (M^{lle} DIGBY, 1910), *Hyacinthus orientalis* (R. de LITARDIÈRE, 1913), *Najas marina* (CLEMENS MÜLLER, 1912), *Podophyllum peltatum* (OVERTON, 1909^B et 1911), *Vicia Faba* (2) (SHARP, 1914^A), *V. cracca* (SAKAMURA, 1914), *Crepis virens* (DE SMET, 1914), *Picea canadensis* (HUTCHINSON, 1915), *Dryopteris mollis* (YAMANOUCHI, 1908^{A, B}), *Osmunda cinnamomea* (YAMANOUCHI, 1910), *Marsilea quadrifolia* (SHARP, 1914^B).

Qu'il me suffise de rappeler ce qui se passe dans le *Trillium*. « Le corps des bâtonnets, disent GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904), se montre comme partagé en des compartiments très irréguliers par des lignes plus colorées limitant des espaces plus pâles », puis ces espaces « deviennent tout à fait clairs et paraissent nettement comme des cavités creusées à l'intérieur du bâtonnet, remplies d'un liquide assez réfringent et entourées par la substance chromatique ». Le jeune noyau est une cavité vacuolaire limitée par une membrane de condensation cytoplasmique » et remplie d'un liquide dans lequel plongent une série de *bandes chromosomiques* alvéolisées ; celles-ci sont réunies entre elles par des anastomoses, qui ne sont autre chose que de la substance chromosomique étirée ».

Les phénomènes observés par GRÉGOIRE (1906) dans les *Allium* seraient identiques, mais les alvéoles se trouveraient distribuées en une seule rangée suivant l'axe du chromosome.

L'alvéolisation décrite dans les autres espèces que j'ai mentionnées plus haut serait semblable à celle de ces plantes. M^{lle} DIGBY n'admet pas toutefois, dans le *Galtonia*, une alvéolisation de tous les chromosomes « si schématique » que celle indiquée par GRÉGOIRE. Tantôt, dit-elle, la portion

(1) Nous verrons dans un instant que BOLLES LEE admet, après le phénomène d'alvéolisation, une *spiralisation* du chromosome.

(2) Les dessins — extrêmement schématiques — donnés par FRANCK (1911) pour cette même espèce, ne comportent pas d'alvéolisation à la catachromase, bien que l'auteur figure des bandes alvéolisées anachromasiques nettement caractérisées. J'ajouterai que c'est également dans le *Vicia Faba* que KARPOFF (1904) décrit des « *bandes stellaires* » constituées par une série de « *plaques chromatiques* » creuses, fausse interprétation de l'alvéolisation, ainsi que l'a démontré GRÉGOIRE (1906).

centrale des segments chromosomiques se dissout, laissant les côtés comme des filaments parallèles, tantôt de larges alvéoles peuvent apparaître dans la « linine », ou bien encore la substance se brisera en petites particules arrondies qui seront parallèles entre elles. D'après OVERTON (1909^B et 1911), dans le *Podophyllum peltatum*, les alvéoles sépareraient les granules chromatiques qui, antérieurement, seraient étroitement pressés dans le substratum lininien du chromosome.

2° Division longitudinale catachromasique.

Un certain nombre d'auteurs considèrent les phénomènes d'alvéolisation qui se produisent au sein du chromosome en catachromase, soit qu'ils débutent à l'anaphase ou encore dès la métaphase, non pas comme une *modification transitoire* de l'élément chromosomique, mais bien comme un véritable *clivage longitudinal*, séparant deux chromosomes-filles qui resteraient tels jusqu'à la dissociation de chaque moitié à l'anaphase de la cinèse suivante.

HOF (1898) est le premier qui, pour les végétaux, ait assigné une origine télophasique à la division longitudinale des chromosomes (1). Cette interprétation a été établie d'après ses observations sur l'*Ephedra major*, dont il donne une description détaillée au point de vue caryocinétique, et aussi sur les *Ephedra fragilis* et *altissima*, les *Pteris arguta*, *dentata* (*flabelata*) et *gigantea*, le *Vicia Faba*, espèces chez lesquelles, d'après lui, les processus sont identiques à ceux qu'il a observés dans l'*Ephedra major*.

LUNDEGÅRDH, dans son travail sur l'*Allium Cepa* et le *Vicia Faba* (1910) et dans ses recherches ultérieures (1912), M^{lle} FRASER et SNELL (1911 (2), *Vicia Faba*), GRANIER et BOULE (1911^A, *Endymion nutans*, *Hyacinthus orientalis*, *Galtonia candicans*, et 1911^B, divers *Impatiens*, en particulier *I. glanduligera*), DEHÖRNE (1911, *Allium Cepa*), FRISENDAHL (1912, *Myrica germanica*), VON SCHUSTOW (1913^A et 1913^B, *Allium Cepa*), REED (1914, *Allium Cepa*) et M^{lle} DIGBY (1919, *Osmunda regalis* var. *palustris*) admettent que les phénomènes se produisant au sein du chromosome à la télophase ou à l'anaphase ou même dès la métaphase (GRANIER et BOULE) sont ceux d'une division longitudinale.

(1) Thèse déjà soutenue en ce qui concerne la Salamandre par VAN BENEDEN (1887) et REINKE (1894).

(2) Dans son mémoire de 1914, M^{lle} FRASER (M^{me} GWYNNE-VAUGHAN) arrive aux mêmes conclusions et étudie les cinèses maturatives de la Fève, avec comme point de départ la division longitudinale à la dernière télophase préméiotique.

M^{lle} DIGBY (1910) pense que, dans le *Galtonia candicans*, l'alvéolisation des chromosomes a peut-être la valeur d'une division longitudinale, car les espaces qui séparent les rangées parallèles de chaque bande à l'anachromase doivent sans doute, d'après l'auteur, devenir, lorsque les côtés se rapprochent, ceux de la scission. Par la suite (1912), elle a admis complètement cette interprétation.

BEER (1912), pour le *Crepis virens*, sans être absolument affirmatif, croit également que la « division » qui affecte les chromosomes à la télophase doit être identique à celle réapparaissant à la prophase de la cinèse suivante et marquant la ligne de séparation entre les chromosomes-filles; cependant, il admet que les chromosomes ne s'alvéoliseraient pas tous et que dans ce cas il n'existerait point, à la prophase, de dualités avant l'apparition de la division longitudinale.

Pour M^{lle} DIGBY (1910 et 1919), les moitiés longitudinales des chromosomes ne restent pas homogènes durant la période télophasique, mais se résolvent en granules de plus en plus petits; d'autre part, elles s'écartent les unes des autres.

Selon REED (1914), les moitiés perdent peu à peu leur chromatine, qui se concentre dans les nucléoles; le contenu nucléaire arrive ainsi, à l'interphase, à n'être plus constitué que d'un fin réticulum différant très peu de celui du cytoplasme.

3° Spiralisation.

La thèse de la spiralisation a été soutenue en 1908 et en 1911 par M^{lle} BONNEVIE (*Allium Cepa*, *Ascaris megalocephala* et *Amphiuma sp.*); d'après elle, les chromosomes donneraient naissance à un filament chromatique endogène, disposé en spirale.

Une interprétation semblable avait été émise précédemment par JANSSENS (1901) pour les Tritons, chez lesquels ce cytologiste décrit également la formation d'un filament endogène spiralé.

BOLLES LEE (1913), dans la division post-maturative des grains de pollen du *Paris quadrifolia*, admet bien une alvéolisation de la substance chromosomique, mais par la suite chaque chromosome se transformerait en un long et fin filament spiralé. Le chromosome alvéolisé s'allongerait, et, à mesure qu'il s'allongerait, s'enroulerait en spirale, « comme le fait une tige de vorticelle ». Il y aurait transformation intégrale de l'élément alvéolisé.

Selon VEJDOVSKÝ (1912), d'après des recherches basées surtout sur l'*Ascaris*, le chromosome télophasique serait constitué tout d'abord par une partie achromatique autour de laquelle est enroulée une fibre chromatique ou *chromonema*; il se produirait ensuite une dissolution de la substance achromatique qui formerait l'enclhème nucléaire, puis se différencierait un nouveau cordon achromatique.

Tous les auteurs précédents envisagent une *spiralisation simple*, c'est-à-dire que chaque chromosome donnerait naissance à *un seul filament spiral*. Pour DEHORNE (1911), au contraire, aux dépens de chaque anse chromosomique qui s'est *subdivisée* à l'anaphase se formerait « une paire de filaments spiralés qui semble tourner autour d'une cavité à section plus ou moins quadrangulaire ».

4° Scission en granules.

L'interprétation de M^{lle} MERRIMAN (1904) est bien connue; il me suffira de la rappeler en quelques mots : chez l'*Allium Cepa*, à la télophase et même dès l'anaphase, il se produirait une scission du chromosome en une série de granules; le chromosome deviendrait ainsi constitué par des groupes quaternaires de ces granules disposés longitudinalement, les granules en tétrade étant réunis entre eux et avec les autres groupes par des filaments lininiens.

Dans divers *Primula* (*P. floribunda*, *verticillata*, leur hybride *kewensis* et autres formes hybrides dérivées de ce dernier), M^{lle} DIGBY (1912) décrit également un processus de segmentation en parties granuleuses arrondies; ces granules se fragmenteraient en particules de plus en plus petites. Lorsque le noyau est près d'atteindre le stade de « repos », on le verrait occupé par des filaments lininiens sur lesquels se porteraient les granulations.

M^{lle} DIGBY a indiqué pour le *Crepis virens* (1914) une évolution à peu près semblable : les chromosomes se transformeraient d'abord en un spirème granuleux plus ou moins continu, puis, peu à peu, se résoudraient en un fin précipité également granuleux (1).

(1) M^{lle} DIGBY admet aussi, comme nous l'avons vu, pour le *Galtonia candicans* et l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, une scission des chromosomes en granules, mais ce processus serait postérieur à celui de la division longitudinale, qui est fondamental, de telle sorte que nous avons mentionné cette interprétation à propos de la division longitudinale catachromasique.

5° **Étirement**, processus aboutissant à la formation d'agrégats chromatiques et absence de modifications morphologiques.

Dans les espèces à chromosomes petits ou grêles, les auteurs ont décrit, en général, une transformation peu accentuée : les chromosomes, tout en s'anastomosant entre eux, ne subiraient qu'un certain étirement, accompagné sur une portion de leur longueur d'une perte de chromaticité. C'est ce qui a été indiqué en particulier par MARTINS MANO (1905, *Phaseolus vulgaris* et *Solanum tuberosum*), SIJPKENS (1904, *Fritillaria imperialis* et *Tulipa silvestris*), BERGHS (1909, *Maisilea macra* et *Drummondii*), GATES (1912, *Oenothera lutea*), BEER (1913, *Equisetum arvense*).

A cette modalité peuvent être rattachées les interprétations des cytologistes qui admettent la présence dans le noyau interphasique d'agrégats chromatiques, qu'ils soient en même nombre que les chromosomes ou en nombre supérieur. Dans le premier cas, ils constituent ce que certains appellent des *prochromosomes*, dans le second ce que d'autres considèrent comme *centres chromatiques*, *agrégats chromatiques* ou *parties de prochromosomes*. Je ne veux pas m'étendre ici sur cette question, parce que la littérature en a été passée en revue à maintes reprises. Disons que, d'une façon générale, l'évolution chromosomique est alors envisagée comme suit : ou bien les chromosomes ne subiraient pas de modifications catachromasiques notables et ne feraient que s'anastomoser, se trouvant ainsi reliés par des tractus, chromatiques suivant les uns, lininiens suivant les autres; ou bien la chromatine, coulant sur le substratum chromosomique et s'y accumulant en certains points, apparaîtrait sous l'aspect de petites masses de dimension et de forme variables, celles-ci existant donc en nombre supérieur à celui des chromosomes qui leur ont donné naissance et se trouvant reliées entre elles par des filaments de nature lininienne, d'après plusieurs auteurs. Cette dernière modalité tend donc, si on admet un morcellement plus considérable encore des masses chromatiques, à celle que nous avons exposée précédemment sous le nom de thèse de « scission en granules » et se rapproche surtout de l'interprétation donnée par M^{lle} DIGBY. Pour ce qui est de la première, l'exemple le plus saillant qui en ait été fourni est celui du *Carex aquatilis* (STOUT, 1912). Dans cette plante, les chromosomes ne subiraient, durant la catachromase, aucune modification de leur forme : ils se présenteraient comme de petites masses plus ou moins ellipsoïdales alignées en séries et finement anastomosées par des tractus lininiens.

Indépendance ou aboutement des chromosomes

Les chromosomes, selon les auteurs, ou bien demeureraient indépendants à la période télophasique, ou bien formeraient, par union de leurs extrémités, un peloton continu. Cette dernière interprétation, qui avait autrefois de nombreux partisans, ne trouve guère aujourd'hui que quelques rares défenseurs : M^{lle} MERRIMAN (1904) et REED (1914) pour l'*Allium Cepa*, OVERTON (1909^B, *Podophyllum peltatum*), M^{lle} FRASER et SNELL (1911, *Vicia Faba*), ALLEN (1912, *Polytrichum juniperinum*), WALKER (1913, *Polytrichum formosum*), WOODBURN (1915, *Mnium affine* var. *ciliare*).

Les anastomoses.

Dans toutes les espèces, sauf le *Podophyllum peltatum* (OVERTON, 1909^B), on a décrit comme phénomène catachromasique la formation d'anastomoses entre les chromosomes qu'ils soient de petites masses, des cordons plus ou moins étirés, enfin des bandes alvéolisées.

La genèse des anastomoses a été envisagée suivant deux modalités : pour les uns (NĚMEC, 1899; VAN WISSELINGH, 1899; BOVERI, 1904), elles seraient le résultat d'une émission pseudopodique du chromosome; pour les autres, elles représenteraient des tractus d'étirement produits entre les éléments qui, jusqu'alors en contact, se séparent au début de la catachromase. J'indiquerai comme partisans de cette dernière manière de voir : GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904), MARTINS MANO (1905), GRÉGOIRE (1906), etc.; quant à STRASBURGER (1905), DEHORNE (1911), CLEMENS MÜLLER (1912) et SHARP (1914^A), ils admettent l'existence des deux processus.

B. Dissolution de l'élément chromosomique.

Les auteurs dont je vais exposer maintenant les idées considèrent les aspects catachromasiques, non comme le résultat d'une dispersion chromosomique, mais bien comme les diverses étapes d'une dissolution de ces éléments, dissolution qui sera presque complète à la fin de la période télophasique.

VON TELLYESNICZKY (1902, 1905) est le promoteur de cette théorie. Pour lui, la dissolution épargnerait seulement quelques granulations chromatiques ou *caryosomes*, demeurant libres au sein de l'enchylème nucléaire. Le noyau, au terme des transformations chromosomiques, ne montrerait donc pas le réseau ou les filaments que l'on y décrit d'habitude, mais seu-

lement du suc nucléaire dans lequel plongeraient des nucléoles et des caryosomes.

Cette thèse a été reprise, en 1910 et 1912, par P. DELLA VALLE dans des mémoires consacrés à une interprétation physico-chimique des phénomènes caryocinétiques. Il considère les processus catachromasiques comme des phénomènes d'une véritable dissolution colloïdale progressive. Ainsi s'expliquent réellement, dit-il, les images de vacuolisation irrégulière et variable, de découpage en franges que l'on a pu, en se fiant à des aspects de fixation et en y mettant un peu de bonne volonté, interpréter comme des pseudopodes, des réseaux, des divisions longitudinales ou des formes hélicoïdales. « Le noyau télophasique, dit-il encore (1912), possède tous les caractères de la dissolution des colloïdes solides ou des cristaux d'albuminoïdes : augmentation de volume, diminution de la netteté des contours, corrosion, etc. ». Il s'en suivrait un noyau de structure homogène contenant toute la substance chromosomique en dissolution, avec des particules infinitésimales visibles seulement à l'ultra-microscope. Les différenciations nucléaires observées sur le vivant, prétend le cytologiste de Naples, « ne doivent pas avoir une autre signification que celle que possèdent les structures fluides pour les roches ignées ou mieux les nuées qui se forment, changent et se dissolvent rapidement dans l'azur d'un ciel d'été » ! DELLA VALLE admet cependant que parfois, lorsque la période interphasique est de courte durée, la dissolution peut ne pas être tout à fait complète.

CHAMPY, dans ses études sur les Batraciens (1911 et 1913), s'est rangé également à cette manière de voir. « Les chromosomes, dit-il, groupés en paquet dans chaque cellule-fille, s'accolent les uns aux autres et s'entourent d'une membrane. La chromatine se fragmente peu à peu en petits grains et une substance albuminoïde et colorable se dissout certainement dans le suc nucléaire, qui devient de plus en plus dense. La substance fondamentale, le substratum visqueux des chromosomes, paraît se réunir en une masse qui reconstitue vers le sommet du fuseau le nucléole ou le plus souvent un certain nombre de nucléoles qui semblent devoir ensuite confluer en un seul, ou dont un seulement persistera ou grossira ».

Ce dernier auteur s'est par suite vivement élevé contre l'existence d'une structure quiescente propre. A son avis, le réseau que l'on observe dans les noyaux est complètement artificiel et il en donne pour preuves : 1° que l'on ne voit pas de réseau dans les noyaux examinés à l'état frais, mais qu'il est bien apparent sur des préparations fixées et même non colorées ; 2° que le

réseau se présente avec des aspects variables suivant les réactifs employés et suivant les couches de la préparation, les structures réticulées s'observant toujours au centre, partie mal fixée dans les pièces un peu volumineuses. Pour CHAMPY, le noyau au stade de repos, lorsqu'il est bien fixé, renferme, indépendamment des nucléoles, de fines granulations chromatiques en général arrondies, plongeant dans un suc homogène et légèrement colorable. Dans les noyaux centraux, au contraire, le suc a été précipité sous forme d'un réseau qui a englobé dans ses travées grains de chromatine; entre les mailles, il n'y a rien naturellement. « J'éviterai d'ailleurs, dit l'auteur, d'attribuer une importance excessive aux petits granules de chromatine qui semblent le plus souvent n'être dus qu'à une sorte de précipitation ou plutôt de cristallisation des substances contenues dans le suc nucléaire. »

Ces interprétations ont été formulées à l'occasion de recherches sur des animaux, en particulier les Batraciens, mais leurs auteurs, tout au moins DELLA VALLE, leur assignent une portée générale. Elles ont été plus spécialement appliquées aux végétaux (diverses Graminées) (1) par NAKAO (1911). Dans ces plantes, le noyau au terme ultime de catachromase ne montrerait, à part un gros nucléole, aucune structure définie; il se colorerait seulement d'une façon un peu plus intense que le cytoplasme environnant.

§ II. L'interphase.

Les noyaux interphasiques sont envisagés par la majorité des cytologistes, contrairement à ceux qui admettent une dissolution chromosomique, comme comprenant une organisation cohérente, provenant des chromosomes télophasiques. On y décrit, suivant les cas, un amas de filaments spiralés, un réseau achromatophile portant des granules chromatiques, ou bien en totalité achromatophile, un « réseau » composé de bandes ou de filaments plus ou moins anastomosés entre eux, ce qui les rend souvent « indiscernables », soit encore de petites masses, elles aussi plus ou moins finement anastomosées. Il y a lieu d'ajouter que ces auteurs sont loin d'envisager la constitution de l'élément chromosomique de la même façon : pour les uns, les filaments ne sont formés que de substance chromatique, épaissie par endroits; pour d'autres, ils comprendraient un substratum achromatophile, soit imprégné complètement de substance chromatique, tout au moins dans

(1) *Hordeum distichon*, *Triticum vulgare*, *Secale cereale*.

les noyaux qui n'ont pas perdu toute faculté de se diviser, soit portant de place en place des corpuscules de chromatine; enfin certains cytologistes considèrent le réseau ou les filaments comme entièrement achromatophiles et pensent que la substance chromatique se trouve contenue dans les nucléoles.

§ III. L'anachromase.

Nous avons à envisager d'abord le mode de formation des chromosomes définitifs, puis la division longitudinale.

A. Formation des chromosomes définitifs.

Suivant l'idée que les auteurs se font des phénomènes de la catachromase, soit alvéolisation, division longitudinale, spiralisation, scission en granules, simple étirement des éléments chromosomiques ou enfin dissolution, les diverses interprétations qui ont été proposées pour l'explication des processus anachromasiques peuvent se ramener aux thèses suivantes :

1° L'élément chromosomique, au début de l'anachromase, présente la forme de *bandes alvéolisées*; celles-ci *se concentrent progressivement* en gardant leur épaisseur et en perdant peu à peu leur structure alvéolaire, jusqu'à ce qu'elles deviennent des chromosomes définitifs dans lesquels se produit assez tardivement la division longitudinale; ou bien ces bandes donnent naissance par *répartition irrégulière* de leur substance à un *filament en zig-zag* qui subit la division longitudinale avant de devenir un chromosome définitif.

2° L'élément chromosomique apparaît constitué de *deux moitiés*, d'origine télophasique ou anaphasique ou même métaphasique, qui *demeurent telles durant toute l'évolution du noyau prophasique*.

3° L'élément chromosomique n'est pas formé par des bandes ou des éléments doubles, mais par un *filament spiral simple* dans lequel s'effectue à un moment donné la division.

4° L'élément chromosomique est représenté au début des phénomènes anachromasiques par des séries *doubles* ou *simples de granules*, qui se soudent ensuite les uns aux autres ou dont la substance coule sur les tractus lininiens qui les relient.

5° Les chromosomes s'édifient progressivement à partir de *filaments simples, non spiralés*, qui ont subi seulement un étirement de leur substance, ou bien à partir d'*agrégats chromatiques*.

6° Il se forme graduellement, aux dépens du « *sol* » chromatique qui marque la fin de la catachromase, un ou deux cordons spirématiques.

Reprenons avec plus de détails ces différentes interprétations.

1° Bandes alvéolisées donnant naissance à des chromosomes définitifs
ou à des filaments en zigzag.

La présence de bandes chromosomiques alvéolisées à l'anachromase a été bien mise en relief par GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904) dans le *Trillium grandiflorum*. Ces bandes seraient « identiques à celles de la télophase précédente, qui, après être devenues « *indiscernables* », mais non confondues dans le réseau du repos, se dégagent de nouveau au début de la cinèse ». Elles donneraient naissance par un procédé de « concentration graduelle » aux chromosomes : « la substance chromatique éparse dans les lamelles ou filaments qu'elle constitue, *se ramasse* progressivement sur elle-même; les différentes parties chromatiques rentrent pour ainsi dire les unes dans les autres, en oblitérant de plus en plus les cavités ou espaces alvéolaires qui les séparent. Et ce procédé se continue jusqu'à la constitution de bâtonnets homogènes, de contour lisse et n'ayant gardé aucune trace de leur structure primitive » (1).

GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904), à côté de ce type d'évolution, en ont observé un autre, et ceci dans certains noyaux de la région extérieure de la coiffe qui sont peu développés, mais jamais dans la zone des divisions actives; il consiste en une concentration avec formation de « parties minces » à « contours très irréguliers, portant de-ci de-là des portions plus épaisses ».

En 1906, GRÉGOIRE a montré l'identité du processus existant dans les *Allium* avec celui offert par le *Trillium grandiflorum*. De même que chez cette dernière espèce, la concentration des bandes lui a présenté deux modalités, soit que la bande « conserve, jusqu'au moment où elle devient *ruban chromosomique définitif*, une structure alvéolaire », le tronçon chromosomique gardant tout le temps une certaine épaisseur, soit au contraire que la bande « semble se dérouler en un filament mince, fort allongé et présen-

(1) GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903 B, p. 36).

tant un contour en zigzag, comme s'il était constitué d'une série de petits arcs de cercle placés bout à bout «.

Ces deux modalités n'ont pas, par la suite, été admises par tous les auteurs, et si M^{lle} DIGBY (1910) les constate également dans le *Galtonia candicans*, ainsi que NĚMEC (1910) dans l'*Allium Cepa*, CLEMENS MÜLLER (1912) n'observe dans le *Najas marina* qu'une condensation directe des bandes sans passage à des filaments en zigzag. OVERTON (1909^B, *Podophyllum peltatum*) et SAKAMURA (1914, *Vicia Cracca*) ne font pas mention non plus de cette dernière transformation.

GRÉGOIRE, d'autre part, à la suite de recherches nouvelles sur les *Trilium*, *Galtonia* et *Allium*, dont il a publié le résultat dans une note préliminaire (1913), indique que les bandes évoluent en filaments en zigzag « par répartition de plus en plus régulière de la substance chromosomique suivant certaines travées longitudinales et transversales de la structure primitive des bandes réticulées ». Il semble, bien que l'auteur ne le mentionne pas, que l'idée qu'il s'était faite de la transformation progressive des bandes en chromosomes était erronée, et que la bande donne toujours naissance à un filament en zigzag.

Les observations de SHARP sur le *Vicia Faba*, (1914^A) nous montrent clairement le passage des bandes aux filaments en zigzag, stade qui aurait été négligé par ses devanciers dans l'étude de cette plante; quant aux aspects de condensation directe ils seraient dus, d'après lui, à une fixation défectueuse. DE SMET (1914) arrive à des conclusions identiques pour ce qui est du *Crepis virens*.

Je signalerai plus loin les figures du mémoire de SHARP (1914^B) indiquant aussi chez le *Marsilea quadrifolia* une évolution chromosomique avec bandes alvéolisées et filaments en zigzag.

HUTCHINSON (1915) a mentionné également dans les cinèses du gamétophyte mâle du *Picea canadensis* qu'il se forme des « *condensing bands* » et des « *zig-zag threads* », mais il ne donne aucun dessin de ces stades.

2° Bandes doubles.

Les auteurs qui décrivent à la télophase, ou même dès l'anaphase et la métaphase, un clivage longitudinal des chromosomes, admettent que ceux-ci persistent à l'état de bandes doubles à l'interphase et réapparaissent d'une façon distincte au début de la prophase. Selon eux, ces bandes doubles

donnent directement naissance, par rapprochement de chaque moitié, aux chromosomes définitifs.

Les partisans de cette manière de voir sont, ainsi que je l'ai déjà cité à propos des phénomènes catachromasiques : LUNDEGÅRDH (1910, 1912), M^{lle} FRASER et SNELL (1911), GRANIER et BOULE (1911^A et 1911^B), FRISEN-DAHL (1912), VON SCHUSTOW (1913^A et 1913^B), REED (1914) (1), M^{lle} DIGBY (1919). Quant à la description donnée par DEHORNE (1911), j'en parlerai un peu plus loin, car cet auteur admet, non pas la formation de bandes, mais une spiralisation.

Nous avons vu que M^{lle} DIGBY considère comme possible (1910), puis comme certaine (1912), dans le cas du *Galtonia candicans*, la relation entre l'alvéolisation télophasique et la division longitudinale prophasique.

3° Spirales.

M^{lle} BONNEVIE (1908, 1911) prétend, pour l'*Allium Cepa*, les *Ascaris* et *Amphiuma*, que l'élément chromosomique est représenté dans les noyaux en prophase, non par des bandes alvéolisées, mais bien par des filaments allongés disposés en spirale, provenant, ainsi que nous l'avons dit, de la spiralisation subie par le chromosome durant la période télophasique; chaque spirale équivaldrait à un chromosome. Suivant DEHORNE (1911), au contraire, chaque chromosome s'est résolu en une double spirale; à la prophase, ces éléments spiralés deviendraient les moitiés-filles des chromosomes, ou plus exactement, d'après sa théorie, les moitiés secondaires des moitiés chromosomiques primaires, car il admet que les éléments considérés d'ordinaire comme des chromosomes correspondent en réalité à des moitiés primaires.

4° Édification des chromosomes à partir de granules.

Nous avons vu que dans l'*Allium Cepa*, M^{lle} MERRIMAN (1904) décrit une fragmentation catachromasique des chromosomes en groupes quaternes de granules disposés suivant des séries longitudinales et réunies par des tractus lininiens. Une semblable structure se montre, d'après l'auteur, à

(1) D'après ce cytologiste, au début de l'anachromase, la chromatine, jusqu'alors incluse dans les nucléoles, commence à s'agréger en petites masses qui se disposent en alignements doubles sur les tractus achromatiques du réseau. Ces granules, plus ou moins isolés, se répandent ensuite sur les tractus et arrivent à constituer un filament spirématique de structure double, dont chaque moitié est à peu près homogène. Durant l'organisation du spirème, la substance chromatique contenue dans les nucléoles circulerait le long de fibrilles reliant ces derniers au réseau.

la prophase, puis les granules qui composent chaque tétrade se soudent en anneau; les différents anneaux s'unissant ensuite entre eux, il en résulte un cylindre creux qui constitue le chromosome définitif.

Pour M^{lle} DIGBY (1912), dans les *Primula*, l'édification des chromosomes se ferait également à partir de granules, mais rangés en un simple alignement longitudinal. Ils s'organiseraient sur les filaments comme en un chapelet. Peu à peu, ces granules, qui au début ne prennent que faiblement le colorant, deviendraient de plus en plus chromatiques et finiraient par faire corps avec le filament pour former des cordons homogènes à contours lisses.

Dans le *Crepis virens*, d'après la même cytologiste (1914), les fines granulations tendent d'abord à se rassembler en petites masses définies et appariées, puis celles-ci se désagrègent graduellement, leur substance se disperse à travers un réticulum lininien et se place aux points d'intersection des filaments. Par un phénomène d'écoulement et de concentration se constituent de longs cordons ou des agrégats épais.

5° Édification des chromosomes à l'aide de filaments simples, non disposés en spirale ou à partir d'agrégats chromatiques.

Les chromosomes, suivant plusieurs auteurs, et ceci principalement dans les espèces où ils n'auraient subi ni alvéolisation, ni division longitudinale, ni spiralisation, et où le noyau interphasique renferme des filaments plus ou moins anastomosés, se formeraient simplement par rétraction des anastomoses et par égalisation progressive de leur substance.

Ce mode a été décrit en particulier par MARTINS MANO (1905, *Phaseolus vulgaris* et *Solanum tuberosum*), SIJPKENS (1904, *Fritillaria imperialis* et *Tulipa silvestris*), YAMANOUCHI (1907, 1908^A, 1908^B, *Dryopteris mollis* et 1910, *Osmunda cinnamomea*), BERGHS (1909, *Marsilea macra* et *Drummondii*), BEER (1913, *Equisetum arvense*).

Selon GATES (1912), dans l'*Oenothera lata*, les chromosomes se constitueraient par fusion d'un certain nombre de filaments du réticulum.

Lorsque le noyau, à l'interphase, comporte des masses chromatiques qui correspondent à des « *prochromosomes* » ou à des « *pseudo-prochromosomes* », l'évolution anachromasique décrite peut se présenter suivant deux modalités :

1° Les masses chromatiques s'écoulant sur les filaments, envisagés d'ordinaire comme lininiens, constitueraient ainsi, par concentration pro-

gressive, des éléments séparés, d'abord assez allongés, puis se raccourcissant par la suite, ou bien formeraient un spirème continu qui se segmenterait et dont les tronçons se condenseraient également.

2° Les masses chromatiques, qui représentent ici des chromosomes entiers, ne subiraient guère de modifications. C'est le type du *Carex aquatilis*, décrit par STOUT (1912). Les chromosomes persisteraient durant la prophase sous la forme qu'ils ont à la télophase, forme ellipsoïdale ou sphérique qu'ils conserveraient du reste pendant toute la cinèse; ils ne feraient que s'organiser en une sorte de spirème.

6° Édification des chromosomes après dissolution.

Le noyau interphasique, comme je l'indiquais précédemment, ne contiendrait, d'après les auteurs qui admettent une dissolution chromosomique, qu'un liquide homogène (DELLA VALLE) ou bien seulement quelques caryosomes (VON TELLYESNICZKY, CHAMPY). Lorsque le noyau entre en division, se constitueraient, à partir de nombreux points initiaux, soit des éléments qui deviendront les chromosomes définitifs, soit un filament spirématique qui se segmenterait plus tard en chromosomes. Les éléments chromosomiques seraient donc *entièrement de néo-formation*. Selon CHAMPY (1913), le filament chromosomique présente d'abord, sur toute sa longueur, des nodosités très colorables comme les nucléoles, ce qui porte cet auteur à penser qu'une partie de la substance nucléolaire contribue à sa formation. Peu à peu, les nodosités se fondent et en même temps tous les albuminoïdes du suc nucléaire se déposent sur ce filament.

DELLA VALLE (1912) considère les phénomènes qui se déroulent au début de la division comme une coagulation ou une sorte de cristallisation. CHAMPY pense, au contraire, que le processus est bien plus complexe et que sur le filament qui se constitue « se déposent toutes les substances du noyau ».

Postérieurement, le ou les filaments (1) se raccourciraient, et, comme conséquence, il se produirait des torsions, fait qui, pour DELLA VALLE, proviendrait de ce que les chromosomes sont composés d'une association de cristaux fluents courbes, antérieurement isolés.

Indépendance ou aboutement des chromosomes

Quelle que soit la manière dont procèdent les phénomènes de l'anachromase, il existerait, pour certains cytologistes, un spirème continu qui

(1) CHAMPY admet l'existence d'un spirème continu se segmentant plus tard en chromosomes.

se segmenterait ensuite en chromosomes; pour d'autres, au contraire, les éléments chromosomiques seraient indépendants dès le début de l'anachromase.

Disons que la thèse d'un spirème continu, de même qu'à la période télophasique, ne trouve plus guère d'adeptes aujourd'hui. En ce qui concerne les végétaux, à part YAMANOUCHI (1908^A, 1908^B, *Dryopteris mollis*), OVERTON (1909^B, *Podophyllum peltatum*) (1), M^{lle} FRASER et SNELL (1911, *Vicia Faba*), DENNISTON (1913, *Gentiana procera*), REED (1914, *Allium Cepa*) (2), WOODBURN (1915, *Mnium affine* var. *ciliare*), DE LABURU (1915, *Vicia Faba*), tous les cytologistes regardent les éléments comme indépendants. Toutefois M^{lle} DIGBY (1919) indique, avec doute, chez l'*Osunda regalis* var. *palustris*, l'existence de cordons spirématiques discontinus.

B. La division longitudinale.

1. Les auteurs sont loin d'être d'accord sur la *période* où se produit le clivage longitudinal, et deux écoles sont en présence : pour l'une il serait d'origine prophasique ou métaphasique et se rattacherait à la catachromase, pour l'autre il serait d'origine anaphasique ou télophasique et se rattacherait à la catachromase.

J'ai déjà mentionné dans l'exposé des phénomènes de catachromase ce qui a trait à cette dernière interprétation. Bon nombre de cytologistes, par contre, considèrent le clivage longitudinal comme un phénomène de la période prophasique, je citerai entre autres : GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903 et 1904, *Trillium grandiflorum*), MARTINS MANO (1905, *Phaseolus vulgaris* et *Solanum tuberosum*), GRÉGOIRE (1906, divers *Allium*), M^{lle} BONNEVIE (1908 et 1911, *Allium Cepa*), NĚMEC (1910, *Allium Cepa*), STOMPS (1910, *Spinacia oleracea*), CLEMENS MÜLLER (1912, *Najas marina*), SHARP (1914^A, *Vicia Faba*), DE SMET (1914, *Crepis virens*), SAKAMURA (1914, *Vicia Cracca*); bien que ces auteurs s'accordent à décrire ce processus à un stade assez précoce, ils diffèrent néanmoins touchant le moment précis où il se produirait.

D'autre part, d'après plusieurs, la division ne s'effectuerait qu'à l'instant

(1) Selon cet auteur, le spirème ne serait pas chromatique dans toute son étendue, mais consisterait dans la succession des chromosomes individuels condensés, qui seraient séparés par des intervalles moins colorables formés d'une substance achromatique.

(2) Dans cette espèce, le spirème se segmenterait en huit tronçons recourbés vers le milieu, lesquels se couperaient aux points de courbure pour constituer les seize chromosomes définitifs.

où les chromosomes s'insèrent aux fibres fusoriales ou bien lorsqu'ils sont définitivement rangés en plaque équatoriale. Les partisans de cette manière de voir sont : PAMPALONI (1903, *Psilotum triquetrum*), WILSON (1909, *Mnium hornum*), YAMANOUCHI (1908^A, 1908^B, *Dryopteris mollis* et 1910, *Os-munda cinnamomea*), CLEMENS MÜLLER (1909, *Yucca*), M^{lle} DIGBY (1912, divers *Primula*), GATES (1912, *Oenothera lutea*), STOUT (1912, *Carex aquatilis*), BEER (1913, *Equisetum arvense*).

2. Le *processus de la division* a été envisagé par certains auteurs comme consistant en la bipartition longitudinale d'une série de disques chromatiques ou « *chromomères* », dont seraient constitués les cordons chromosomiques. Cette thèse, formulée pour la première fois par STRASBURGER en 1884 au sujet du *Fritillaria imperialis*, a été adoptée par HOF (1898) et HOTTES (1901), mais elle a été à peu près abandonnée depuis en ce qui concerne les chromosomes somatiques et vivement combattue par GRÉGOIRE et les cytologistes de l'École de Louvain. Par contre, c'est principalement pour les chromosomes hétérotypiques que MOTTIER, STRASBURGER, ALLEN et FARMER ont développé cette interprétation. CLEMENS MÜLLER (1912), d'autre part, est d'avis que la division n'affecte pas d'abord les « *chromomères* », mais bien les espaces situés entre les « *chromomères* » successifs. L'opinion généralement admise est celle de la bipartition *intégrale* de l'élément chromosomique au moyen d'une série de vacuoles se formant suivant l'axe; ces vacuoles, par la suite, se réuniraient en une fente continue séparant les deux moitiés-filles.

Selon DELLA VALLE (1912), la division longitudinale des chromosomes est comparable au clivage qui s'effectue dans les cristaux fluents ou les cristalloïdes protéiques.

§ IV. La métaphase et l'anaphase.

Jusqu'en 1911, époque où DEHORNE publia le résultat de ses recherches sur l'*Allium Cepa* et la Salamandre, il était admis sans conteste que les chromosomes, rangés suivant la plaque équatoriale, étaient formés de deux moitiés et que ces moitiés, ou chromosomes-filles, allaient se séparer à l'anaphase, l'une gagnant un pôle et l'autre le pôle opposé; elles subissaient ainsi une *dissociation dicentrique*.

Pour DEHORNE, les chromosomes de la métaphase sont disposés en deux groupes de part et d'autre du plan équatorial, de telle sorte que le propre

du processus anaphasique consiste en la séparation de ces deux groupes, dont les constituants vont s'acheminer chacun vers un pôle, tandis que les moitiés dont est formée chaque anse progressent côte à côte. Ainsi que je l'ai brièvement indiqué à propos de l'anachromase, il considère les chromosomes, qui pour lui sont groupés par deux de chaque côté de l'équateur, comme des « moitiés primaires » et non comme des chromosomes entiers. Ces moitiés, parvenues aux pôles, vont subir la division longitudinale, qui correspond alors à une « subdivision ».

D'après GRÉGOIRE (1912^A), cela dans une étude minutieuse des *Galtoniacandicans*, *Trillium grandiflorum* et enfin *Allium Cepa*, les phénomènes de l'anaphase n'auraient pas du tout lieu de la façon dont les décrit DEHORNE; chez ces espèces, ils consisteraient bien, comme on le croyait, en la séparation dicentrique des chromosomes-filles. L'examen des *Lilium*, en particulier du *L. speciosum* (1912^B), *Fritillaria imperialis*, *Ornithogalum umbellatum*, *Convallaria majalis*, *Listera ovata*, *Vicia Faba* et *Pisum sativum*, lui aurait encore confirmé la réalité et la généralité de cette interprétation. M^{lle} LUTZ (*Oenothera*, d'après GRÉGOIRE, 1912^A), SHARP (1914^A, *Vicia Faba*), moi-même (1913, *Hyacinthus orientalis*), DE SMET (1914, *Crepis virens*), arrivons à des conclusions identiques, ainsi que VON BAEHR (1912), BORDAS (1912) et MUCKERMANN (1913) en ce qui concerne différents animaux (*Aphis saliceti*, *Sagitta bipunctata*, *Salamandra maculosa*).

La structure des chromosomes à l'anaphase a donné lieu de la part des auteurs à deux interprétations principales, dans le cas du moins de gros chromosomes : pour les uns, ils subiraient une sorte de relâchement dans la condensation de leur substance en leur partie axiale, pouvant même aller jusqu'à une réelle alvéolisation, phénomène qui d'ordinaire ne commence qu'à la période de télophase; pour d'autres, en particulier LUNDEGÅRDH (1910, 1912), GRANIER et BOULE (1911^A et 1911^B), REED (1914), M^{lle} DIGBY (1919) ce processus serait, nous le savons, le début de la division longitudinale.

Les chromosomes, parvenus au pôle, arrivent à être en contact étroit, constituant alors ce que GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904) ont désigné sous le nom de « *tassement polaire* ». D'après ces cytologistes et la plupart des auteurs qui ont étudié ultérieurement la question, tant chez les végétaux que chez les animaux, les chromosomes conserveraient malgré cela leur indépendance. Pour LAWSON (1903) et WAGER (1904), au contraire, ils se fusionneraient en une masse, au milieu de laquelle, un peu plus tard, se produiraient des vacuoles remplies de suc nucléaire arrivant à fragmenter

l'agrégat chromatique. Selon l'opinion générale, le phénomène de tassement polaire serait naturel et dû à ce que les chromosomes sont obligés de se serrer pour occuper l'espace plus ou moins étroit qui constitue le sommet de la figure fusoriale. Quelques auteurs cependant, entre autres LUNDEGÅRDH (1912^A), considèrent ce processus comme le résultat d'un artifice de fixation.

SECTION II.

Pour ce qui est des *recherches spéciales aux Ptéridophytes*, elles ont été jusqu'ici de très peu d'étendue et l'on peut dire que, poursuivies presque incidemment, elles n'ont guère apporté de lumière dans la mise au point des divers problèmes suscités par la question de l'évolution du chromosome somatique.

Les études de YAMANOUCHI sur le *Dryopteris mollis* (*Nephrodium molle*) (1908^A, 1908^B) (1) et l'*Osmunda cinnamomea* (1910), de BERGHS (1909) sur les *Marsilea macra* et *Drummondii*, de BEER (1913) sur l'*Equisetum arvense* et enfin de M^{lle} DIGBY (1919) sur l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, constituent à peu près les seuls travaux que nous possédions sur la caryocinèse somatique des Ptéridophytes, ceux de HOF (1898), PAMPALONI (1903), M^{me} BARGAGLI-PETRUCCI (1905), FARMER et M^{lle} DIGBY (1907) ne contenant que des renseignements très fragmentaires. Je dois mentionner aussi les mémoires de M^{lle} YASUI (1911) et de KUNDT (1911) sur le *Salvinia natans*, dont quelques figures intéressent notre sujet, enfin l'étude de SHARP (1914^B) concernant la spermatogénèse du *Marsilea quadrifolia*. Bien que le cytologiste américain ne s'occupe que de la question des centrosomes et du blépharoplaste, mais nullement de l'évolution chromosomique, quelques-uns des dessins qui accompagnent son mémoire sont fort suggestifs et diffèrent sensiblement de ceux donnés par BERGHS.

Nous allons relater, en passant en revue les diverses phases de la caryocinèse, les résultats de ces recherches, nous réservant ultérieurement de les discuter.

(1) Dans une note préliminaire (1907), non accompagnée de figures, YAMANOUCHI avait donné une brève description des phénomènes de la caryocinèse somatique observés dans le tissu archésporial.

§ 1. La catachromase.

Des cinq modalités définies précédemment, trois seulement ont été décrites chez les Ptéridophytes.

1° Les chromosomes subissent une alvéolisation.

YAMANOUCHI prétend que, dans les *Dryopteris mollis* (1908^A, 1908^B) et *Osmunda cinnamomea* (1910), les chromosomes, après s'être rassemblés étroitement aux pôles, s'alvéolisent par dissolution partielle de leur substance et se séparent ensuite au sein de l'enchylème nucléaire. Au contact de ce dernier avec le cytoplasme environnant se précipite une membrane qui délimite la chromatine vacuolisée. Les réseaux chromatiques résultant des chromosomes individuels se joignent entre eux de façon à constituer un réticulum où il est difficile, pour ne pas dire même impossible, de discerner les limites des chromosomes.

Certaines figures données par SHARP (1914^B), concernant la spermatogénèse du *Marsilea quadrifolia*, montrent une alvéolisation fort nette des chromosomes à la télophase. L'alvéolisation peut se produire dès l'anaphase lorsque les chromosomes sont en marche vers les pôles, comme dans le groupe inférieur de la fig. 15, ou seulement au tassement polaire (fig. 19, 26, 33). Les fig. 20, 27, 28, 34 appartiennent à un stade un peu ultérieur des bandes chromosomiques des noyaux-filles.

2° Les chromosomes sont le siège d'une division longitudinale.

HOF (1898), ainsi que je l'ai déjà indiqué, décrit et figure, pour l'*Ephedra major*, des aspects qu'il considère comme une réelle division longitudinale des chromosomes : ceux-ci se trouveraient dès lors constitués de deux filaments portant des granules régulièrement disposés par paires. D'après l'auteur, les phénomènes caryocinétiques des *Pteris arguta*, *dentata* (*flabellata*) et *gigantea* sont semblables à ceux de l'*Ephedra* ; il y a donc tout lieu de penser qu'il avait également observé une division chez ces plantes, bien qu'il n'en ait pas donné de dessins.

M^{lle} DIGBY (1919) interprète aussi les phénomènes catachromasiques qui se produisent chez l'*Osmunda regalis* var. *palustris* comme réalisant un clivage longitudinal des chromosomes, clivage qui persistera durant toute la prophase suivante et deviendra efficient à l'anaphase. Cette division dé-

bute parfois dès l'anaphase, mais est surtout apparente lorsque se constitue la membrane nucléaire. Les deux moitiés des chromosomes sont quelquefois homogènes, quelquefois pourvues de granules. Ultérieurement la fente s'élargit, les chromosomes tendent à perdre leur entité et se résolvent en granules de plus en plus petits.

M^{lle} DIGBY admet donc ici, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer précédemment, en plus de la division longitudinale, une désagrégation en granules des deux moitiés-filles chromosomiques.

3^o Les chromosomes ne subissent ni alvéolisation ni division longitudinale.

C'est là le processus indiqué par BERGHS (1909) pour les *Marsilea macro* et *Drummondii* et par BEER (1913) pour l'*Equisetum arvense*.

BERGHS, n'ayant eu principalement en vue que l'étude des nucléoles et de leur évolution au cours de la caryocinèse, ne s'est point appesanti sur celle de l'élément chromosomique. Voici comment il décrit les phénomènes catachromasiques : « Arrivés au pôle les chromosomes se groupent en un tassement polaire. Ils reprennent aussitôt leur activité chimique, ce qui se manifeste par la production du liquide nucléaire. Celui-ci, se déposant entre les chromosomes, les sépare les uns des autres. Ils demeurent toutefois réunis par des anastomoses, résultant en partie de l'étirement qu'ils subissent. La cavité nucléaire est remplie d'un appareil chromatique étiré, de structure réticulée et intensément colorable. Les trabécules plus épaisses de ce réseau retiennent encore plus ou moins la forme des chromosomes qui leur ont donné naissance ».

BEER fait une description identique pour l'*Equisetum arvense*. Dans cette espèce également, il ne se produirait pas d'alvéolisation catachromasique, mais il se formerait simplement des anastomoses d'étirement entre les chromosomes qui, tout d'abord en contact, se sépareraient les uns des autres. De nouvelles connexions apparaîtraient et ainsi prendrait graduellement naissance le réticulum du jeune noyau.

§ II. L'interphase.

I. La structure nucléaire à l'interphase telle que la figure HOF pour le *Pteris gigantea*, comme pour l'*Ephedra major*, est un réseau d'une régularité géométrique, composé de filaments lininiens dans lesquels sont inclus des grains chromatiques.

Dans le *Dryopteris mollis* et l'*Osmunda cinnamomea*, YAMANOUCHI décrit un réticulum irrégulier, constitué par de petits amas déchiquetés très colorés et par des filaments plus pâles; ce qui n'indique pas, dit l'auteur, qu'il existe deux éléments distincts, un substratum lininien et des granules chromatiques, mais bien que la chromatine plus compacte en certains endroits prend plus fortement le colorant que les parties moins denses.

Selon BERGHS, dans les *Marsilea macra* et *Drummondii*, le noyau renfermerait un réseau très fin et peu colorable : « une minime quantité seulement (de nucléine) imprègne le réseau, et celui-ci est réduit presque à la seule substance achromatophile qui forme son substratum. La plus grande quantité de nucléine imprégnant les nœuds plus épais, ou amassée parfois en quelque point, amène une résistance locale, un peu plus longue, à la décoloration ».

Dans le *Salvinia natans*, M^{lle} YASUI (1911) (1) et KUNDT (1911) figurent des noyaux quiescents avec des masses chromatiques sensiblement arrondies et relativement assez volumineuses, masses qui selon M^{lle} YASUI seraient incluses dans un délicat réticulum lininien. Ces dessins font songer tout à fait aux « prochromosomes » décrits chez les Phanérogames.

Le noyau des sporogonies d'*Equisetum arvense* comprend, d'après BEER, un réticulum très délicat qui forme des agrégats chromatiques petits et peu nombreux, se présentant assez souvent comme appariés. Cet arrangement est sans aucun doute, observe l'auteur, un phénomène accidentel dépendant des tensions naturelles ou artificielles qui agissent dans le noyau et tirent les mailles du réseau de côté et d'autre, et ainsi arrivent à amener plus proches les parois des mailles. Lorsque ces parois contiennent des épaissements chromatiques, ces derniers formeront alors une paire. BEER parle également de réseaux plus épais avec agrégats chromatiques plus volumineux. Le degré d'épaisseur des filaments doit être, pense-t-il influencé par la rapidité de pénétration et l'action du fixateur.

D'après M^{lle} DIGBY (1919), dans l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, le noyau « quiescent » est constitué d'un réticulum délicat, avec filaments chromosomiques ou moitiés-filles complètement séparés les uns des autres et formés de granules; la chromatine, dit l'auteur, est presque toute concentrée dans les nucléoles.

(1) Cf. en particulier les fig. 1, 12, 13, 14, 46, 96, du mémoire de M^{lle} YASUI et les fig. 6, 8, 9, 13, 14, 24, 25, 29, 30, 31, 32 du mémoire de KUNDT.

2. La structure propre des éléments chromosomiques est, comme nous venons de le voir, envisagée bien différemment par les divers auteurs et on peut grouper leurs opinions en trois catégories :

1° Les filaments sont uniquement chromatiques, avec portions plus ou moins condensées (YAMANOUCHI).

2° Ils sont de nature lininienne, et présentent des granules chromatiques indépendants (HOF, M^{lle} YASUI, M^{lle} DIGBY).

3° Ils consistent en un substratum achromatophile imprégné de chromatine et ceci plus densément en certains points (BERGHS).

BEER ne précise pas la constitution des filaments, mais il semble bien admettre l'existence de granules chromatiques indépendants, puisqu'il dit que « tout à fait au début de sa différenciation, le spirème montre souvent une distinction entre des granules plus fortement colorés (chromatine) contenus dans un filament plus clair (linine) ».

D'après les figures données par SCHOTTLÄNDER (1892) (1), HOF, PAMPALONI, M^{me} BARGAGLI-PETRUCCI, BEER, on constate que le réseau est rétracté autour des nucléoles, laissant ainsi des lacunes périnucléolaires, comme cela a été décrit également dans un grand nombre d'espèces d'autres végétaux et par moi-même (1912) chez diverses Polypodiacées.

§ III. L'anachromase.

Jusqu'à la publication du travail de M^{lle} DIGBY (1919) sur l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, les descriptions qui ont été données sur la cinèse somatique des Ptéridophytes comportent pour toutes les espèces étudiées un processus identique d'anachromase. Cela paraît toutefois assez invraisemblable pour le cas des *Dryopteris mollis* et *Osmunda cinnamomea* (YAMANOUCHI), puisque ces plantes feraient ainsi exception à une règle qui semble bien confirmée par l'étude d'autres végétaux : à savoir qu'à des bandes d'alvéolisation catachromasique succèdent toujours des bandes anachromasiques. D'autre part, des figures reproduites par SHARP (1914^B) nous montrent dans le *Marsilea quadrifolia* l'exactitude de cette dernière manière de voir. En effet, on y reconnaît, dans les noyaux au début de l'anachromase, des bandes chromosomiques alvéolisées (fig. 21 et 22) — il est

(1) Cf. fig. 30 : « noyau végétatif d'une cellule du col d'un archégone » dans le *Ceropteris calomelanos* var. *chrysophylla* (*Gymnogramme chrysophylla*).

possible même que ces figures appartiennent à l'interphase -- puis un stade de filaments en zigzag, qui apparaît nettement dans les fig. 1, 3, 9 et 10, malgré leurs faibles dimensions, avec le passage des bandes à ces filaments (surtout dans la fig. 1).

Quoi qu'il en soit, voici le processus indiqué dans les descriptions de YAMANOUCHI (1908^A, 1908^B, 1910), de BERGHS (1909) et de BEER (1913) : rétraction des anastomoses unissant les travées du réseau, transport de substance de fines branches à d'autres qui s'épaississent peu à peu et qui, à la fin, devenant d'un calibre égal, sont distribuées sous forme de cordons spirématisques dans toute la cavité nucléaire. Pour YAMANOUCHI, le spirème du *Dryopteris* serait continu, car il n'a pas, à ce stade, observé d'extrémités libres.

M^{lle} DIGBY (1919) mentionne des processus très différents chez l'*Osmunda regalis* var. *palustris*. La prophase comporte, selon l'auteur, une série inverse de celle de la télophase. Les moitiés longitudinales chromosomiques qui s'étaient séparées à la fin de la télophase se rapprochent entre elles et forment des filaments parallèles : ces filaments sont de nature lininienne et portent une série de granules chromatiques se correspondant ou bien encore constituent des groupes quaternes. Peu à peu la chromatine infiltre les filaments lininiens. Dans quelques cas, les deux filaments peuvent être encore granuleux et séparés, puis ils deviennent intimement associés pour former un cordon peut-être unique, qui alors se segmentera en chromosomes. De fines anastomoses relient encore les divers éléments. A un stade ultérieur, il se produit un rapprochement presque complet des filaments parallèles et l'espace situé au sein de chaque paire devient la future ligne de dissociation qui séparera les chromosomes-filles à l'anaphase, ceux-ci étant, d'après l'auteur, déjà individualisés depuis la télophase précédente. Les cordons spirématisques sont assez minces, courbes et entortillés. Ultérieurement, lorsque la membrane nucléaire disparaît et que les fibres fusoriales envahissent l'aire nucléaire, les chromosomes se concentrent et s'épaississent; on ne peut plus distinguer alors que des traces de la division.

La division longitudinale des chromosomes a été envisagée ailleurs comme se produisant tout à fait à la fin de la période prophasique ou même seulement à la métaphase. Toutefois, pour le *Marsilea quadrifolia*, SHARP (1914^B) donne deux figures (fig. 23 et 31) montrant des chromosomes déjà très nettement divisés en long dès la dernière période de la prophase. Il est à remarquer que les cordons chromosomiques possèdent encore à ce moment des aspérités à leur surface.

Dans le *Dryopteris mollis*, YAMANOUCHI mentionne seulement la division alors que la membrane nucléaire a disparu, que le spirème s'est segmenté et que les fibres fusoriales, envahissant l'aire nucléaire, viennent s'attacher aux extrémités des chromosomes. De même, pour cet auteur, les chromosomes de l'*Osmunda cinnamomea* « sont strictement univalents durant la prophase ». La division longitudinale se produirait juste avant l'arrangement en plaque équatoriale. Chaque chromosome, jusqu'alors compact, apparaîtrait plus faiblement coloré suivant son axe, partie où la substance deviendrait moins dense. Il se produirait alors des contractions le long des deux lignes latérales, sur les côtés opposés du cordon, et, par constriction, les chromosomes se trouveraient longitudinalement divisés en deux moitiés.

BERGHS ne signale pas, pour les *Marsilea macra* et *Drummondii*, à quel moment s'effectue la division; les figures qu'il donne des processus de la fin de la prophase et même de la métaphase n'en comportent aucun indice.

BEER, dans l'*Equisetum arvense*, n'a observé la division qu'à la métaphase, de même PAMPALONI pour le *Psilotum triquetrum*.

§ IV. La métaphase et l'anaphase.

La métaphase et l'anaphase ont été brièvement décrites par les auteurs, sauf par YAMANOUCHI en ce qui concerne le *Dryopteris mollis* (1908^A); il indique d'abord avec assez de détails le processus de raccourcissement des chromosomes, depuis le moment où ils s'insèrent aux fibres fusoriales jusqu'à celui où ils sont rangés suivant la plaque équatoriale, puis la séparation des chromosomes-filles. Je dois dire cependant que le cytologiste japonais ne dit rien du mode d'insertion des chromosomes; du reste les différents auteurs qui ont étudié des Ptéridophytes restent muets à ce sujet.

Je ne veux pas mentionner ici les singulières particularités que semble présenter l'*Equisetum arvense*, d'après la description de BEER, me réservant d'en parler plus tard lors de la discussion.

Pour tous les cytologistes, en ce qui concerne les Ptéridophytes, ce sont les chromosomes-filles qui se séparent à l'anaphase et non des chromosomes entiers.

Durant l'anaphase, aucune particularité n'a été signalée concernant la structure des chromosomes, sauf par M^{elle} DIGBY (1919), qui indique, chez

Osmunda regalis var. *palustris*, sans toutefois préciser le phénomène, une faible mais visible indication de la séparation des chromosomes en deux moitiés, processus préparatoire à la division ultérieure. YAMANOUCHI, dans le *Dryopteris mollis*, a observé des cas de retard dans le mouvement d'ascension polaire.

Je n'insisterai pas pour montrer combien étaient fragmentaires et divergents les renseignements relatifs aux Filicinées sur les grandes questions que soulève l'évolution des chromosomes somatiques, telles que les diverses modalités des phénomènes catachromasiques et anachromasiques, ainsi que des aspects interphasiques, leur signification, enfin les comparaisons qu'ils permettent de faire avec les autres végétaux supérieurs. Nous verrons que sur ces différents points l'étude approfondie des Filicinées s'est montrée fort instructive.

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les diverses Filicinées que j'ai étudiées ne présentent pas le même processus de catachromase et nous aurons à y distinguer plusieurs catégories : chez certaines espèces, les chromosomes se transforment en bandes alvéolisées; chez d'autres, au contraire, il ne se produit pas d'alvéolisation.

Les espèces de la première catégorie, à leur tour, présentent deux modalités différentes : l'une à gros chromosomes largement alvéolisés, l'autre à chromosomes assez grêles étroitement alvéolisés, se trouvant parfois en mélange avec des chromosomes non alvéolisés; celles de la seconde montrent aussi deux types : l'un à longs chromosomes grêles subissant un étirement à la télophase, l'autre à chromosomes courts qui n'offrent guère de modification durant cette période.

L'anachromase se réalise elle-même suivant diverses modalités qui répondent à celles de la catachromase.

J'ai choisi comme représentants de ces différents types, respectivement, pour la première catégorie les *Hymenophyllum tunbridgense* et *Blechnum occidentale*, pour la seconde les *Pteris cretica* et *Azolla caroliniana*. Après avoir décrit d'une façon aussi complète que possible les processus chromosomiques, j'indiquerai les espèces qui se rattachent à ces types, en mentionnant les particularités qu'elles sont susceptibles d'offrir. Je dois dire toutefois que j'ai rejeté à la fin la description du *Blechnum occidentale*, son évolution étant d'une compréhension plus aisée si l'on a suivi au préalable celle du *Pteris cretica*.

CHAPITRE I.

Hymenophyllum tunbridgense et espèces se rattachant à ce type.

I. Hymenophyllum tunbridgense.

§ I. Le tassement polaire et la catachromase.

Les chromosomes parvenus aux pôles de la figure fusoriale sont serrés les uns contre les autres (*tassement polaire*); on observe toutefois très nettement leurs extrémités équatoriales saillantes, et il est possible de les suivre sur une certaine longueur au milieu de l'agrégat, FIG. 3.

La *catachromase* des éléments chromosomiques, qui atteint son maximum durant la période de télophase, peut se produire déjà au tassement polaire. Cependant ce fait est extrêmement rare; sur une trentaine de figures qu'il m'a été donné de voir, je ne l'ai observé qu'une seule fois, et ceci sur un seul chromosome, FIG. 4; son axe présente une série linéaire de quatre logettes séparées entre elles par des travées encore très épaisses.

Peu à peu, dans tous les cordons, le phénomène d'alvéolisation (1) se poursuit, et il est complet, lorsque ceux-ci, isolés en grande partie les uns des autres par le liquide nucléaire qui les écarte, sont contenus dans le jeune noyau-fille.

Les chromosomes offrent alors l'aspect de bandes creusées de vacuoles. Celles-ci occupent presque toute la largeur de la bande, tandis que les bords et un certain nombre de travées limitant les divers alvéoles ont été épargnés par le processus, bords et travées dont l'épaisseur est souvent très variable, FIG. 6, 7, 8. Remarquons l'inégalité de dimensions des alvéoles, tantôt grands, parfois très petits.

Au premier abord, la paroi du chromosome semble avoir été partout respectée. Par places toutefois, non seulement elle est bien plus mince qu'ailleurs, mais encore elle est peut-être creusée elle aussi, ou plutôt fenestrée, comme certains aspects peuvent l'indiquer.

Dès le moment de son apparition, le liquide nucléaire n'offre pas une

(1) Jusqu'au moment où je discuterai la portée de mes observations, les mots que j'emploierai ont un sens purement descriptif.

teinte claire comme celui des vacuoles cytoplasmiques, mais bien grisâtre, FIG. 5, 9 (1).

De fines anastomoses unissent les différentes bandes alvéolisées et délimitent des espaces pouvant affecter des formes géométriques assez régulières, FIG. 6. Parfois on en voit plusieurs convergeant vers une petite nodosité plus fortement chromatique, FIG. 6. Les anastomoses, très ténues dans leur partie médiane, sont graduellement épaissies jusqu'à leur point d'attache au bord des chromosomes.

Durant ces processus, les chromosomes ont conservé la forme générale qu'ils possédaient à la fin de l'anaphase et on y reconnaît facilement des V. Bon nombre de leurs extrémités se terminent visiblement contre la membrane nucléaire et même constituent parfois de véritables saillies. Ce sont là des preuves évidentes qu'il ne s'est point produit un aboutement des éléments, comme certains auteurs l'ont décrit et le décrivent encore dans certaines espèces.

A mesure que le noyau grossit, les bandes chromosomiques s'allongent; il se fait une répartition un peu plus régulière de la substance chromatique sur les travées, tandis que les anastomoses sont renforcées. La FIG. 9 montre l'aspect d'un noyau à ce moment et la FIG. 10 le détail des bandes chromosomiques. On remarquera tout d'abord l'aspect un peu moniliforme présenté par les marges des bandes, mais les parties ainsi épaissies en granules se continuent insensiblement avec le reste du tractus qui paraît les porter; les marges des bandes ne semblent en aucune façon devenir indépendantes et s'écarter plus ou moins largement l'une de l'autre.

§ II. L'interphase.

Le noyau reconstitué, FIG. 11 et 12, montre, à première vue, un ensemble de filaments qui paraissent former un certain nombre d'alignements doubles; en réalité ces filaments correspondent aux portions marginales des bandes alvéolisées. Sans doute les aspects de bandes ne sont pas aussi nets que dans les figures antérieures, par suite, comme je le disais tout à l'heure, de l'allongement des éléments et du renforcement de certains tractus aux dépens d'autres plus épais, ce qui amène une sorte de régularisation de la trame chromosomique, mais souvent il est possible de les suivre dans le

(1) Dans les FIG. 6 et 7 la teinte grisâtre n'a pas été figurée.

noyau sur une assez grande longueur. Pas plus que dans la dernière période de la télophase, je n'ai constaté, durant l'interphase, un écartement notable des marges dans chacune des bandes.

Chaque filament est un tractus plus ou moins flexueux, assez mince, qui offre en maints endroits des parties plus épaisses constituant de petites masses ordinairement plus ou moins ovalaires et faisant absolument corps avec lui. Ce ne sont pas des granules indépendants plaqués sur un filament, ainsi qu'on pourrait le penser, si on se contentait d'observer certains noyaux où, par suite d'une forte régression, les amas chromatiques apparaissent seuls avec netteté, tandis que le reste et les anastomoses sont à peine indiqués, à cause de leur coloration plus pâle. Il n'y a donc pas là, assurément, un substratum achromatique avec des corpuscules chromatiques indépendants, ainsi que le prétendent bon nombre d'auteurs.

Cette structure est la conséquence de l'allongement et de l'étirement que subissent les chromosomes, lorsque le volume du noyau augmente.

Non seulement chaque tractus est relié à son congénère par des travées plus ou moins épaissies, qui prennent origine la plupart du temps dans les parties renflées des tractus, mais de plus les diverses bandes sont finement anastomosées entre elles. Une telle structure donne à la figure l'aspect général d'un réseau à mailles de dimensions très variables, mais où, je le répète, il est encore assez facile de reconnaître les bandes. Ce fait est fort probant, comme je le ferai ressortir plus loin, en faveur de la thèse de l'autonomie des chromosomes.

Cette sorte de réseau occupe *complètement* la cavité nucléaire, FIG. 11; je veux dire qu'il n'existe pas seulement à la périphérie, laissant un espace libre autour du nucléole. Si on constate parfois l'existence de lacunes péri-nucléolaires il n'est pas douteux qu'il faille en incriminer le fixateur. Ainsi, dans le matériel traité par la solution forte de FLEMMING ou par celles de CHAMBERLAIN, il n'est pas rare de rencontrer de pareilles lacunes dans les noyaux des cellules centrales, ce qui ne se produit pas avec la solution de BENDA; ce dernier liquide, on le sait, fixe aussi bien les portions centrales que périphériques, tout au moins dans les objets qui ne sont pas de trop gros calibre.

Je rapporterai plus loin (Discussion, chapitre I) les observations que j'ai faites sur les noyaux des feuilles, à l'état vivant.

§ III. L'anachromase.

Pour la commodité de la description, nous diviserons en plusieurs stades la longue période de reconcentration des chromosomes; cela nous permettra de mettre en relief les diverses étapes des phénomènes, bien qu'en réalité ces étapes se succèdent d'une façon insensible et que, dans un même noyau, le passage au stade suivant n'ait pas lieu simultanément pour tous les éléments qu'il contient.

Nous distinguerons donc :

- 1° Le stade des bandes alvéolisées.
- 2° Le stade de passage des bandes aux filaments en zigzag.
- 3° Le stade des filaments en zigzag.
- 4° Le stade d'apparition de la division longitudinale.
- 5° La fin de l'anachromase.

1° Stade des bandes alvéolisées.

La série d'aspects qui caractérise le début de l'anachromase est inverse de celle qui marque la fin de la catachromase. Du « réseau », par rétraction d'anastomoses et renforcement de certains tractus, se dégagent des bandes alvéolisées analogues aux bandes catachromatiques et de structure identique : leurs bords et leurs travées sont inégalement épaissis et délimitent des mailles de dimensions variables, FIG. 17; au début, ces bandes sont encore assez amplement reliées les unes aux autres, puis peu à peu elles se libèrent de leurs anastomoses. Les figures possèdent de la sorte une grande ressemblance avec celles du stade télophasique précédant celui du « réseau », mais on les distinguera facilement à ce que les noyaux ont un volume plus considérable, qu'ils offrent un contour plus arrondi, et enfin à l'absence de l'autre noyau-fille lorsque la coupe passe par le grand axe.

L'enchylème nucléaire présente une teinte grisâtre — comme on le remarque à la télophase et à l'interphase — surtout visible au voisinage des bandes. Disons d'ores et déjà que le fond du noyau s'éclaircit au cours du stade suivant.

2° Stade de passage des bandes aux filaments en zigzag.

Nous allons assister à la formation, pour chaque bande, d'un filament très allongé, à allure capricieuse, courant en zigzag.

Les bandes perdent presque complètement les anastomoses qui les reliaient, anastomoses dont la substance vient alors sans doute renforcer les parois qui leur étaient adjacentes. Pour ce qui est des bandes elles-mêmes, leurs bords et leurs travées transversales, dont certains sont déjà très épaissis et ceci depuis la catachromase, peuvent même se renforcer encore, tandis que d'autres plus minces disparaîtront peu à peu. Il en résulte donc des sortes de rubans érodés par place, certaines mailles restant encore entières; quelques-unes persistent assez longtemps, alors que par endroits un seul de leurs bords subsiste, FIG. 18, 19, 20.

Peu à peu se dégage ainsi un filament à portions plus ou moins courbes, plus ou moins en zigzag, présentant çà et là des sortes de saillies, vestiges d'anciens tractus qui s'effaceront progressivement par suite d'une égalisation et d'un allongement de l'élément.

Le processus que je viens d'exposer se poursuit d'une *façon identique dans toutes les bandes* et a lieu dans *tous les noyaux*. Jamais je n'ai observé une condensation directe se produisant suivant l'épaisseur entière des bandes par oblitération des alvéoles, mode qui a été indiqué, comme je le mentionnais dans l'exposé de l'état de la question, par quelques cytologistes dans un certain nombre d'espèces, soit seul, soit concurremment avec celui que j'ai décrit tout à l'heure. Je reviendrai sur ce point important lors de la discussion des résultats de mes observations.

3^e Stade des filaments en zigzag.

Nous venons de voir que chaque bande s'était transformée en un filament présentant de nombreuses courbures, FIG. 21. Ces filaments sont très longs, et il est fort difficile, pour ne pas dire impossible, d'en distinguer des extrémités libres, bien qu'en réalité ils soient indépendants, fait qui ressort d'ailleurs de leur origine et de déductions théoriques que j'exposerai plus tard, lorsque je parlerai de l'autonomie des chromosomes.

Les filaments en zigzag sont absolument *simples*, FIG. 21. Cependant par endroits peuvent subsister de petites mailles qui ne tardent pas sans doute à disparaître, en amenant un renforcement des parties voisines. Leur calibre est assez faible et n'est pas uniforme, car ils présentent de loin en loin, et principalement aux points de courbure, de petits renflements plus colorés, ce qui pourrait faire croire à de réels « *chromomères* »; peut-être cet aspect est-il dû parfois aussi à ce que les portions courbes ne se trouvent pas dans le même plan que le reste. La substance chromosomique est éga-

lement plus concentrée en certaines places correspondant aux parois qui étaient plus fortement épaissies dans les mailles des bandes. Parfois on aperçoit des amas qui semblent isolés, mais en réalité il n'en est rien, car en faisant varier la vis micrométrique, on peut se rendre compte que le filament se poursuit en dessous d'eux.

4° Stade de l'apparition de la division longitudinale.

Les filaments en zigzag restent peu de temps homogènes; bientôt apparaissent çà et là dans leur axe de petites boutonnières claires ou légèrement teintées, début de la division longitudinale, FIG. 22.

Il est *incontestable* que ce phénomène affecte un tractus jusque-là *homogène*, et qu'il n'a absolument rien à voir avec les dualités antérieures des bandes, dualités d'origine catachromasique, ainsi que nous l'avons vu. Je ne m'appesantirai pas pour le moment sur ce fait d'une importance capitale, j'y reviendrai longuement plus tard et ferai ressortir que la division longitudinale est bien un processus essentiellement propre à la période prophasique, de plus qu'il est inexact, comme le prétendent de nombreux cytologistes, qu'elle remonte à l'anaphase ou à la télophase de la cinèse précédente.

Certains alvéoles (*a* et *b*) de la FIG. 22, alvéoles plus considérables que les autres, sont sans doute des restes de mailles ayant fait partie des bandes d'où proviennent les filaments en zigzag. Quelques-uns disparaîtront, d'autres pourront être compris dans le nouveau processus d'alvéolisation, cas possible pour la maille *c*.

Au moment où se produisent les alvéoles, les éléments chromosomiques sont encore d'allure irrégulière. Ils ne consistent pas en une succession de granules chromatiques indépendants (*chromomères*) fixés sur un substratum linien, mais bien en un corps chromatique dans toute son étendue, offrant par places encore des parties plus épaissies. Le clivage longitudinal ne débute donc nullement par la bipartition d'une série de chromomères ou de portions situées entre des chromomères successifs. Il n'a pas lieu en même temps sur toute la longueur du chromosome; d'assez grandes portions sont encore homogènes, comme on le voit dans la FIG. 22, tandis que d'autres sont déjà divisées en deux tractus; peu à peu ce processus devient général, FIG. 23, 24, 25. Les filaments chromosomiques commencent alors à se raccourcir et à rectifier bon nombre de leurs zigzags, FIG. 24.

5° Fin de l'anachromase.

Les travées qui reliaient encore en certains points les deux moitiés filles vont bientôt disparaître et celles-ci seront entièrement libres, mais plus ou moins entrelacées; parfois des saillies restent encore visibles, rarement quelques travées peuvent persister intactes jusqu'à l'anaphase, comme dans le chromosome *a* de la FIG. 32.

Entre temps, les cordons se raccourcissent et augmentent assez sensiblement de calibre. Au début, leur surface était parsemée de petites aspérités, comme épineuse, FIG. 25, 26, puis elle devient lisse, à mesure que s'accomplit le processus de concentration, FIG. 27. Peu à peu aussi, la fente de division se fait moins apparente, par suite également de ce processus de concentration. Si la plupart du temps elle est encore visible à la fin de la période prophasique, surtout dans le matériel fixé au liquide de BENDA, parfois cependant elle est peu perceptible dans certains chromosomes.

A ce stade, les chromosomes étant allongés et presque toujours recourbés, il est fort difficile de distinguer leurs extrémités libres d'avec celles qui peuvent être produites par le rasoir.

Pendant l'évolution de ces phénomènes, s'est différenciée la figure fusoriale, qui apparaît sous forme de deux calottes polaires. Je n'ai pas l'intention de décrire en détail ce processus, car je m'écarterais de mon sujet. Je ferai remarquer seulement que ces calottes débutent par deux petits croissants clairs, qu'à mesure qu'elles augmentent, le noyau diminue nettement de volume et prend une forme ellipsoïdale à grand axe équatorial, ce qui donne tout lieu de penser que l'enchylème, sortant du noyau, sert à l'édification du fuseau.

Il ne m'a pas été donné d'observer le stade ultime de la prophase, celui où la membrane nucléaire disparaissant les chromosomes prennent leurs points d'insertion aux fibres ou lamelles fusoriales qui occupent toute l'aire nucléaire. Ce stade, du reste, n'offre qu'un intérêt secondaire.

§ IV. La métaphase.

Les chromosomes, rangés suivant la plaque équatoriale sont longs et la plupart recourbés, FIG. 191, 192, 28, 29; ils arrivent par suite très souvent à être sectionnés par le rasoir et les figures deviennent dès lors assez difficilement analysables.

L'insertion des chromosomes est ou *médiane* ou *subterminale*. Je ne

crois pas qu'il y en ait d'absolument terminale, ainsi qu'on pourrait le croire parfois au premier abord, car on ne tarde pas à se convaincre qu'il s'agit de chromosomes sectionnés. Cette insertion se fait soit suivant un petit cône, FIG. 30, soit suivant une position amincie, comme GRÉGOIRE (1912 ^A) l'a observé dans le *Trillium grandiflorum*.

Les moitiés longitudinales ne sont pas la plupart du temps très apparentes dans le corps du chromosome lui-même, mais parfois elles sont bien distinctes à l'extrémité distale.

La surface des chromosomes est en général lisse; il n'est pas rare cependant d'observer de fines anastomoses, reliant les chromosomes voisins et partant de petites protubérances de leur surface. Elles sont presque toujours limitées à la région proximale des chromosomes. La FIG. 192 en montre de fort beaux exemples.

On rencontre fréquemment des chromosomes semblant présenter un tronçonnement transversal, FIG. 28, 31, 192; on dirait qu'ils ont été coupés comme avec un rasoir. Avec l'objectif O. N. 1,40, on voit toutefois que ces tronçons sont reliés de chaque côté par une ligne chromatique plus ou moins fine. Ce phénomène se produit dès la fin de la période prophasique, FIG. 27. Disons tout de suite que naturellement il persiste durant l'anaphase, FIG. 36. Je m'étendrai avec plus de détails sur cette si curieuse particularité, lors de la discussion des résultats de mes observations.

§ V. L'anaphase.

Les deux chromosomes-filles, étroitement pressés l'un contre l'autre durant la métaphase, ne tardent pas à se séparer. Le processus débute en général au point d'insertion, de telle sorte qu'il se produit là un petit écartement. La FIG. 32 est fort probante à cet égard; elle montre aussi que les moitiés sont très régulièrement superposées et nettement distinctes dans le reste de leur étendue, bien qu'encore parfois réunies, dans le chromosome α en particulier, par des travées transversales.

L'éloignement des moitiés progresse et il est *indubitable*, de par l'inspection des figures, que ce processus a lieu *dicentriquement*, ainsi que l'a si bien indiqué GRÉGOIRE (1912 ^A et 1912 ^B) pour d'autres espèces. Je ne m'appesantirai pas sur ce point, les FIG. 33, 34, étant beaucoup plus démonstratives qu'aucune description. La FIG. 34 montre les chromosomes-filles déjà tout à fait séparés; elle confirme l'exactitude de l'interprétation que ce sont réellement des moitiés longitudinales qui sont distribuées à chaque

pôle et non des chromosomes entiers; le chromosome dédoublé qui occupe le centre était à insertion médiane, les autres à insertion subterminale; les deux chromosomes filles médians affectent déjà une forme en **V** à ouverture équatoriale, conséquence de l'insertion, les autres, en s'acheminant vers les pôles, garderont la forme presque droite qu'ils avaient, avec seulement une petite portion recourbée.

La FIG. 35, qui représente une partie d'un groupe de chromosomes-filles non loin du pôle et par suite à une phase plus avancée, montre bien les différentes formes de ces chromosomes, formes qui, ainsi que je viens de le dire, sont le résultat de leur mode d'insertion métaphasique. On y remarquera des **V** à branches presque égales, un **V** dont une branche est plus longue que l'autre, enfin des chromosomes presque droits en hameçon à l'extrémité polaire; le chromosome de gauche a été vraisemblablement sectionné par le rasoir.

Sur les nombreuses figures qu'il m'a été donné de voir, je n'ai jamais observé durant l'ascension polaire une alvéolisation apparente des chromosomes. Certains aspects pourraient de prime abord faire songer à la présence suivant l'axe du chromosome, d'une partie moins condensée qui constituerait un premier indice d'une alvéolisation. Mais ces aspects, je m'en suis assuré après un examen minutieux, sont dus à une illusion d'optique. La ligne claire — plutôt brillante — que l'on observe suivant la longueur des chromosomes se déplace latéralement lorsqu'on change le point d'observation, pour arriver même à déborder le corps chromosomique; il y a là uniquement un phénomène de réflexion lumineuse que l'on retrouve aussi, mais moins net, sur d'autres corps fortement colorés comme les nucléoles; il paraît ne pas se produire sur les chromosomés de faible calibre.

Malgré cela, lorsque les chromosomes sont groupés en couronne polaire, certains d'entre eux peuvent présenter une partie axiale, très faiblement teintée, ce qui est parfois visible sur des sections transversales, FIG. 2; c'est là le début de l'alvéolisation catachromasique.

2. Espèces se rattachant au type de l'*Hymenophyllum tunbridgense*.

a. *Hymenophyllum demissum*, *asplenioides* et *fucoides*.

Dans ces espèces, les aspects caryocinétiques ont une grande analogie avec ceux de l'*Hymenophyllum tunbridgense*, cependant les chromosomes sont moins volumineux.

L'alvéolisation catachromasique y est également très caractérisée, FIG. 37, 42, 43.

Les phénomènes de l'anachromase se poursuivent d'une façon semblable, toutefois les aspects en sont moins clairs que dans la première espèce, et ceci par suite du nombre plus considérable des chromosomes. On y observe aussi des bandes alvéolisées, auxquelles succèdent des filaments en zigzag, qui bientôt deviennent le siège d'un clivage longitudinal, FIG. 38. Les moitiés longitudinales se montrent assez distinctes pendant la fin de la prophase, FIG. 39, et à la métaphase, FIG. 40.

Il m'a été donné d'observer une curieuse structure de certains chromosomes métaphasiques dans l'*Hymenophyllum demissum*, FIG. 41 : ils présentent une sorte d'alvéolisation, la substance étant pour ainsi dire segmentée ou bien répartie d'une façon fort irrégulière. Je reparlerai plus tard de cette particularité.

Les cas de solutions de continuité des chromosomes sont également assez fréquents chez les *Hymenophyllum demissum* et *asplenioides*, moins toutefois que chez l'*H. tunbridgense*. L'*H. fucoides* ne m'en a pas offert d'exemple.

β. *Trichomanes reniforme* et *Colensoi*.

Les figures de ces deux espèces ressemblent beaucoup à celles des *Hymenophyllum demissum*, *asplenioides* et *fucoides*, à tel point qu'on ne saurait les différencier (1); comme chez ces plantes les chromosomes sont plus nombreux et à calibre plus faible que ceux de l'*H. tunbridgense*. Il ne m'a pas été donné d'y voir des solutions de continuité dans leur substance.

La FIG. 44 reproduit un noyau de *Trichomanes reniforme* en catachromase, la FIG. 45 un noyau de *T. Colensoi* avec les bandes au début du processus d'anachromase.

γ. *Leptopteris superba*.

Le *Leptopteris superba* constitue un très beau sujet d'étude, dont les figures sont fort claires; cependant les chromosomes sont moins gros que dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*. On y retrouve des aspects analogues.

Les figures de la catachromase sont très remarquables avec leurs chro-

(1) Je décrirai ultérieurement le *Trichomanes radicans* qui s'éloigne d'une façon assez sensible des *T. reniforme* et *Colensoi* et se rapproche du type du *Blechnum occidentale*.

mosomes alvéolisés à surface épineuse et à nombreuses anastomoses, FIG. 47 et 48; les aspects que présentent les chromosomes ne sont pas du tout ceux d'une spiralisation et les éléments gardent bien leurs extrémités libres sans former un peloton-fille. L'évolution chromosomique a lieu, ainsi que dans les *Hymenophyllum* et *Trichomanes*, par allongement des bandes et renforcement des anastomoses. La FIG. 49 correspond à un état avancé de catachromase : le deuxième chromosome de droite est fort instructif, car il présente à la partie inférieure un épaississement tortueux, épaississement qui, sans nul doute, se conservera dans le « réseau » et le début de l'anachromase. On peut dire que les filaments en zigzag se dessinent dès cette période.

A l'interphase, il est possible, dans la majorité des cas, de discerner encore des bandes chromosomiques, surtout en des points qui ont été déchirés ou dans des fonds de noyaux, FIG. 50, 51. Je n'ai jamais trouvé que les deux marges des bandes puissent devenir amplement divergentes; du reste, loin de paraître plus larges qu'aux stades antérieurs, les bandes sont souvent, au contraire, plus étroites.

Les FIG. 52 et 53 représentent le stade des bandes anachromasiques et le passage aux filaments en zigzag, la FIG. 54, le début de la division longitudinale se produisant en même temps que la disparition des dernières mailles. L'absence de « chromomères » est manifeste.

La division est bien visible jusqu'à la métaphase; mais comme toujours, lors de la concentration des chromosomes, au début notablement épineux, FIG. 55, elle est cependant un peu moins évidente, FIG. 56.

A la métaphase, les chromosomes montrent assez bien leurs moitiés, FIG. 57, beaucoup plus distinctement que dans presque toutes autres espèces de Filicinées, hormis les *Osmunda*, comme nous le verrons tout à l'heure; ils paraissent tous insérés terminalement ou à peu près.

Je n'ai rencontré dans aucune figure de scissions transversales des chromosomes.

A l'anaphase, les chromosomes ont la forme de bâtonnets un peu courbes, mais leur extrémité polaire n'est pas disposée en hameçon, FIG. 58, fait qui confirme que l'insertion à l'équateur est terminale ou tout au plus subterminale. Assez souvent, au tassement polaire, les chromosomes se montrent déjà alvéolisés, FIG. 46, ce qui paraît rare chez les Ptéridophytes.

δ. *Osmunda cinnamomea*; *O. regalis* var. *obtusiuscula*
et var. *Plumieri*.

Ces trois plantes offrent des images absolument identiques, assez semblables à celles que nous avons observées dans le *Leptopteris superba*, mais les chromosomes sont moins gros et les noyaux en général de dimensions plus faibles.

Je donne une série de dessins relatifs aux processus catachromasiques et anachromasiques chez l'*Osmunda cinnamomea* : les chromosomes alvéolisés au début de la catachromase, FIG. 59, puis à un stade ultérieur, assez proche de l'interphase, FIG. 60, une bande prise dans un noyau interphasique, FIG. 61, les bandes au début de l'anachromase, FIG. 62, le passage des bandes aux filaments en zigzag, FIG. 63, 64, un stade un peu ultérieur de filaments en zigzag, FIG. 65, où on remarque des mailles de bandes non encore transformées, le début du clivage longitudinal dans les filaments en zigzag, FIG. 66, enfin deux stades ultérieurs, FIG. 67, 68.

Je dois attirer particulièrement l'attention sur ce fait important que les portions marginales des bandes chromosomiques ne paraissent en aucune façon s'écarter l'une de l'autre au cours de l'évolution ultime de la catachromase, FIG. 60; dans les noyaux interphasiques — surtout après coloration intense — on retrouve assez facilement ces bandes, et, dans des fonds de noyaux ou en des points offrant une déchirure du noyau, leur présence est des plus claire, FIG. 61. Nous ferons également remarquer que, si les filaments marginaux des bandes offrent un aspect moniliforme, comme dans les autres espèces précédemment décrites, les parties plus épaissies, granuleuses, ne sont pas indépendantes du reste du tractus.

La transformation des bandes en filaments simples, disposés en zigzag, est très nette dans les *Osmunda*, FIG. 63, 64 : ils ne résultent pas d'un rapprochement progressif des deux « moitiés » de chaque bande, mais comme chez les *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, etc., de l'établissement d'une ligne maîtresse aux dépens des tractus secondaires. Les filaments en zigzag montrent peu à peu des vacuoles, début du clivage longitudinal, FIG. 66.

La FIG. 70 représente un stade assez avancé d'anachromase chez l'*O. regalis* var. *obtusiuscula*; par place, la division commence à être moins apparente.

A la métaphase, les moitiés longitudinales des chromosomes sont en général bien apparentes, FIG. 71, *O. regalis* var. *obtusiuscula*. Dans l'*O. regalis* var. *obtusiuscula* et dans la var. *Plumieri*, FIG. 221, 222, je pense que tous les chromosomes sont insérés terminalement, tandis que dans l'*O.*

cinnamomea il existe certainement des chromosomes à insertion intermédiaire, comme le chromosome 1 de la FIG. 69, ceux-ci du reste sont en bien plus petit nombre.

La FIG. 72 montre pour quelques chromosomes le début de l'ascension polaire anaphasique, chez l'*O. regalis* var. *obtusiuscula*; elle est fort démonstrative quant au bien-fondé de l'interprétation classique.

J'ai observé, chez l'*O. cinnamomea*, un ou deux exemples de scissions transversales des chromosomes à la métaphase et, chez l'*O. regalis* var. *obtusiuscula*, un chromosome d'un groupe anaphasique qui était formé de trois tronçons.

CHAPITRE II.

Pteris cretica et espèces se rattachant à ce type.

I. Pteris cretica.

§ I. Le tassement polaire et la catachromase.

Ainsi qu'il se produit dans toutes les espèces, les chromosomes se tassent en arrivant au pôle, FIG. 73, mais en une masse plus compacte que chez les Fougères précédentes. Dans les préparations bien fixées — par exemple au liquide de BENDA — et dans les parties colorées à point, on observe nettement cependant, au début, des extrémités chromosomiques saillantes du côté équatorial et il est assez aisé de distinguer encore, à un moment plus tardif, les limites latérales des chromosomes.

Bientôt se reforme le nouveau noyau, et les chromosomes, jusqu'alors étroitement pressés ensemble, sont écartés les uns des autres par l'enchyème qui se constitue. Ils paraissent à ce moment, FIG. 74, 75, 76, comme des cordons grêles, plus ou moins parallèles, unis entre eux par des anastomoses. Ils n'ont subi aucun phénomène d'alvéolisation, ils se sont seulement étirés, de telle sorte que leur substance, aux points d'attache des anastomoses principalement, a formé des parties plus épaissies et qu'ailleurs elle est restée plus mince. Peut-être y a-t-il eu aussi une légère érosion marginale, certaines extrémités des épaississements et des portions qui leur sont adjacentes présentant une courbure un peu concave; il ne m'a pas été

possible d'élucider ce fait avec certitude, la seule traction exercée par les anastomoses, bien que sans doute très faible, étant capable de produire une telle apparence.

A un examen superficiel, les renflements des chromosomes semblent des granules reliés par des parties plus faiblement colorées, et ceci surtout sur des noyaux qui ont subi une régression trop intense. En réalité, il n'en est rien, car cet aspect disparaît lorsqu'on fait varier la vis micrométrique : on voit alors que les amas plus colorés s'atténuent de part et d'autre et font corps avec le reste du filament chromosomique.

Les chromosomes, plus ou moins parallèles, je viens de le dire, ont conservé la position qu'ils occupaient à la fin de l'anaphase. L'absence d'un peloton-fille dans cette espèce est encore très évidente, bien que les aspects en soient un peu moins nets que dans les types à gros chromosomes. Les points épaissis, *points nodaux*, pourrait-on dire, se correspondent avec une remarquable régularité entre filaments voisins. Ce fait s'explique aisément par la présence d'anastomoses à leur niveau et prouve que ces dernières, comme nous l'avons vu aussi dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, proviennent de parties chromosomiques qui, s'étant accolées par endroits, se sont étirées au moment de la séparation des différents cordons. Par leur allure parallèle, par la correspondance de leurs *points nodaux*, les chromosomes présentent de la sorte un aspect très caractéristique de *fausses bandes*, deux chromosomes voisins simulant alors les deux bordures d'un chromosome alvéolisé dont les travées centrales, fortement amincies, seraient représentées par les connexions anastomosiques reliant les deux filaments et dont presque toute la substance se serait portée sur les parties latérales.

De même que dans les espèces à chromosomes alvéolisés l'enchylème nucléaire présente une teinte grisâtre.

Les phénomènes essentiels de catachromase, c'est-à-dire ceux qui arrivent à „défaire“ le chromosome, sont, dans cette espèce, presque réduits au minimum, au seul étirement de sa substance.

C'est par un allongement plus accentué des cordons chromosomiques, qui peu à peu perdent en partie leur régularité d'allure et d'arrangement, et par un renforcement des anastomoses, que le noyau télophasique évolue vers le stade de „réseau“, FIG. 77.

§ II. L'interphase.

A l'interphase, le noyau présente encore certains des alignements qu'il offrait au début de la catachromase; ainsi on reconnaît bon nombre de

filaments parallèles qu'on pourrait prendre, si on n'en avait pas suivi la genèse, pour des dualités de bandes. Cependant la structure nucléaire est plus enchevêtrée, les filaments étant très longs et passant les uns par dessus les autres, FIG. 78, 79. Ils sont pâles avec, de distance en distance, des nodosités plus fortement colorées, nodosités qui se correspondent dans les parties restées parallèles; de nombreuses anastomoses les unissent.

Comme dans les espèces que nous avons précédemment décrites, la cavité nucléaire entière est occupée par le lacis chromosomique qui ne laisse aucun espace libre autour des nucléoles, du moins dans les noyaux bien fixés, FIG. 78. Là encore le choix du fixateur n'est pas indifférent, car, avec certains d'entre eux, surtout au centre de la racine, FIG. 80, se montrent ces lacunes périnucléolaires si fréquentes dans le matériel soumis aux réactifs gonflants.

§ III. L'anachromase.

Les phénomènes de l'anachromase, au moins jusqu'à l'apparition du clivage longitudinal, se déroulent suivant une modalité toute différente de celle des espèces à gros chromosomes. Pour permettre la comparaison avec ces dernières, il me paraît utile d'en diviser la description en trois étapes :

- 1° Stades antérieurs à l'apparition de la division longitudinale.
- 2° Stade d'apparition de la division longitudinale.
- 3° Fin de l'anachromase.

1° Stades antérieurs à l'apparition de la division longitudinale.

Nous assistons à la formation de filaments à peu près également calibrés, libres d'anastomoses et d'allure assez régulière. Peu à peu, en effet, les connexions qui unissaient les divers filaments chromosomiques se rompent et se rétractent; en même temps il se produit une régularisation de leur substance, l'aspect quasi moniliforme, qu'ils possédaient antérieurement, disparaissant par suite d'un écoulement de la chromatine, abandonnant en partie les portions renflées pour se porter sur le reste du filament. Des noyaux, comme ceux reproduits dans les FIG. 81 et 82, montrent que ce phénomène ne s'effectue pas d'une façon uniforme dans toute l'étendue du réseau chromatique et que certains cordons sont déjà d'un calibre plus régulier et plus fort, alors que d'autres présentent encore l'aspect qu'ils avaient acquis à la catachromase. La rétraction des anastomoses est en fin

de compte assez rapide et accompagne le processus de reconcentration chromosomique; il se produit aussi un éclaircissement du fond nucléaire.

Le noyau se trouve bientôt occupé, FIG. 83, 84, par des éléments très allongés et partant encore minces, présentant d'assez nombreuses flexuosités et courbures, bien que parfois de grandes longueurs soient presque rectilignes. Ce stade est l'équivalent de celui des filaments en zigzag dans les noyaux à bandes chromosomiques alvéolisées. Il est tout naturel que leur allure soit toutefois plus régulière, car nous venons de voir combien leur origine est différente. Certaines figures, telle la FIG. 84, ont cependant une assez grande analogie avec celles d'un *Hymenophyllum* ou d'un *Leptopteris* et, si on n'avait pas suivi l'évolution antérieure, il ne serait guère possible de dire si elles appartiennent à un type sans bandes alvéolisées ou à un type à bandes alvéolisées.

Moins encore que dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, et cela par suite d'une plus grande ténuité, il ne m'a pas été possible, à ce stade, de constater si les éléments sont discontinus ou bien forment un peloton continu. Du reste, comme dans la première espèce, il est hors de doute qu'ils sont séparés. Nous reviendrons plus tard sur ce sujet.

2° Stade d'apparition de la division longitudinale.

C'est dans les figures quelque peu postérieures à celles des cordons flexueux, alors que ces derniers sont devenus d'allure plus régulière, que le début de la division longitudinale se marque par une série de petites boutonnières claires, FIG. 85. Le phénomène commence parfois plus tôt dans des filaments irréguliers, comme par exemple ceux de la FIG. 84, mais il est alors peu accentué.

Les premiers aspects de la division longitudinale, même le stade de la FIG. 85; avec vacuoles fort nombreuses, sont assez difficiles à découvrir, car ils demeurent peu de temps visibles et ne sont clairs que sur des préparations fortement colorées, où les vacuoles tranchent bien sur le noir des portions encore homogènes.

La division longitudinale apparaît donc, dans le *Pteris cretica*, à un moment sensiblement identique à celui où elle débute dans les objets à bandes alvéolisées. Le cas de cette espèce est encore plus instructif, car vraiment ici on ne pourrait mettre en doute qu'elle se produise bien pendant la période d'évolution prophasique, puisque antérieurement les chromosomes n'ont subi aucun phénomène d'alvéolisation quelconque.

Il est de toute évidence aussi que cette division ne procède pas d'une bipartition de « chromomères » ou bien de portions intermédiaires à des « chromomères », puisque nous ne voyons ici rien de semblable à ces granules — qui n'ont jamais existé sans doute que dans l'imagination de certains cytologistes !

3° Fin de l'anachromase.

Durant la concentration et le raccourcissement des éléments chromosomiques, on perd complètement de vue le tracé de la division longitudinale, de telle sorte que pendant toute la dernière période des processus anachromasiques, aussi bien dans le matériel fixé au liquide de BENDA que dans celui qui a été soumis aux solutions forte ou faible de FLEMMING, les chromosomes semblent homogènes, FIG. 86. Ce qui ne veut pas signifier que le phénomène d'alvéolisation et de séparation des deux moitiés-filles ne se continue pour ainsi dire en sourdine, les deux parties étant tellement rapprochées qu'elles ne peuvent être distinguées l'une de l'autre.

Il est impossible d'admettre une soudure, puis l'apparition d'une nouvelle division, car au début de l'anaphase, au moment où se produit la dissociation dicentrique des chromosomes, la fente est de nouveau bien visible et possède tous les caractères d'une scission ancienne qui a été momentanément voilée.

Pendant tout le temps que s'effectue le raccourcissement des chromosomes, leur surface est lisse et ne présente aucune aspérité, contrairement à ce qui a lieu pour les gros chromosomes.

Concurremment se différencie la figure fusoriale par deux calottes polaires. Comme cela se produit dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, on voit, à mesure que les calottes augmentent, le noyau diminuer de volume, ce qui indique la participation très probable de l'enchylème nucléaire à la production de la substance fusoriale.

La membrane nucléaire se dissout et les chromosomes, groupés au centre de la figure achromatique, — celle-ci de structure très vaguement fibrillaire, avec le fixateur de BENDA entre autres, — forment une masse assez tassée, au milieu de laquelle on voit fréquemment le nucléole.

§ IV La métaphase.

Les chromosomes, à la métaphase, tout au moins ceux de la partie centrale, sont couchés parallèlement aux fibres fusoriales, mais présentent

leurs extrémités proximales souvent un peu recourbées, rangées toutes très régulièrement dans un même plan ou plan équatorial, le reste du corps étant plus ou moins rectiligne ou même courbe, FIG. 87 (1). Les chromosomes des bords sont presque toujours disposés suivant toute leur longueur dans le plan équatorial et forment une sorte de couronne, qui est bien évidente dans les métaphases vues du pôle, FIG. 206, 207, 208, 209.

Je parlerai ultérieurement des différences de longueur que l'on constate parmi les chromosomes.

L'insertion de tous les chromosomes est sans doute *terminale*, tout au moins on peut dire que tous ceux qui constituent la couronne périphérique possèdent cette disposition. On remarque très nettement que le corps chromosomique est effilé au point d'insertion, FIG. 206, 207, 208, 209.

Dans la majorité des figures, les deux moitiés longitudinales qui forment les chromosomes métaphasiques n'apparaissent pas distinctement, ainsi que cela a lieu durant la dernière période de l'évolution prophasique.

La surface des chromosomes est lisse. Très rarement il existe des anastomoses entre éléments voisins; je n'en ai remarqué qu'un seul exemple.

Il ne m'a jamais été donné d'observer chez le *Pteris cretica* des fentes transversales dans les chromosomes.

§ V. L'anaphase.

Les aspects du début de l'anaphase sont assez embrouillés, mais il est toutefois facile de se convaincre, principalement par l'examen des parties marginales, qu'ici, comme ailleurs, ce sont bien *les moitiés-filles des chromosomes qui vont se diriger chacune vers un pôle*.

La FIG. 88 montre les chromosomes-filles commençant à se dissocier sur une certaine longueur; la FIG. 89, où je n'ai dessiné que les plus clairs, nous offre la phase ultime de leur écartement dicentrique.

En s'acheminant vers les pôles, ils constituent bientôt deux couronnes et se présentent alors sous la forme de bâtonnets, de structure homogène, assez tassés les uns contre les autres.

2. Espèces se rattachant au type du *Pteris cretica*.

Toutes les Polypodiacées que j'ai étudiées, sauf le *Blechnum occidentale*, offrent une grande analogie, quant à l'évolution de l'élément chro-

(1) La gouttelette nucléolaire située à la partie supérieure de la figure aurait dû être représentée comme touchant au chromosome. (Note ajoutée pendant l'impression.)

mosomique, avec le *Pteris cretica* (y compris les variétés *Ouvrardii* et *albo-lineata*).

Ce sont, outre d'autres *Pteris* :

P. multifida

— *dentata*

— *tremula*

les espèces suivantes, parmi les Polypodiacées :

Cystopteris bulbifera

Dryopteris mollis

— *Filix-mas* Subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata*

— — — var. *Borreri*

— — *spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga*

× — *subalpina*

— *setigera*

Oleandra articulata

Nephrolepis exaltata (et forma *Piersonii* et *Whitmanii*)

Saccoloma domingense

Dennstaedtia cornuta

Phyllitis Scolopendrium (et forma *crispum* et *ramo-marginatum*)

Asplenium Adiantum-nigrum subsp. *nigrum* var. *argutum*

— *Trichomanes*

Woodwardia radicans

Doodia aspera

Pellaea viridis

Adiantum capillus-Veneris

— *cuneatum*

— *hispidulum*

Polypodium aureum

— *vulgare* (var. *commune* et forma *cornubiense*)

× — *Schneideri*

Platyserium bifurcatum.

Il en est de même des Cyathéacées :

Dicksonia antarctica

Cibotium regale

Alsophila excelsa

— *phalerata*

— *Marshalliana*

Parkériacées :

Ceratopteris thalictroides

Schizéacées :

Lygodium japonicum

Gleichéniacées :

Gleichenia flabellata.

Ophioglossacées :

Ophioglossum vulgatum.

Les Marsiléacées (*Marsilea quadrifolia* et *Drummondii*, *Pilularia globulifera*) sont aussi à rapprocher du type offert par le *Pteris cretica*.

Je vais passer brièvement en revue les différentes phases de l'évolution chromosomique telle qu'elle se présente dans ces espèces, en indiquant certaines particularités que peuvent offrir quelques-unes d'entre elles.

A. Catachromase.

Dans la majorité des cas, les choses se passent comme chez le *Pteris cretica* : les chromosomes ne subissent, durant l'évolution catachromasique, qu'un seul étirement de leur substance, sans aucune alvéolisation, FIG. 90, 91, 92, 93, 94, 97, 104, 109, 110, 115, 123, 124, 129, 130, 132, 135, 142. Cependant les chromosomes de quelques espèces, *Polypodium vulgare*, *Phyllitis Scolopendrium*, *Alsophila Marshalliana*, peuvent être le siège d'une légère alvéolisation.

Dans le *Polypodium vulgare*, alors que la plupart des chromosomes sont identiques à ceux du *Pteris cretica*, on en rencontre parfois, et ceci dans un même noyau, qui présentent, par exemple entre deux parties épaissies, une petite boutonnière claire, ainsi qu'on peut le voir dans le chromosome de gauche de la FIG. 114 ou dans le chromosome de droite et celui de gauche de la FIG. 111. D'autres fois, le processus peut être plus étendu et affecter la presque totalité de la longueur du chromosome, FIG. 113. Les alvéoles ainsi formés sont extrêmement étroits; on remarquera dans le chromosome de gauche de la FIG. 113 que les travées chromosomiques, circonscrivant ces alvéoles, ont une épaisseur inégale et dessinent même des aspects en zigzag, comme je l'ai décrit dans les gros chromosomes des *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, etc.

Quelques chromosomes du *Phyllitis Scolopendrium* et de l'*Alsophila Marshalliana* peuvent aussi offrir une légère alvéolisation, mais paraissant toujours réduite à une seule maille très étroite, FIG. 91 et 98.

Ces faits constituent des exceptions, mais je ne saurais vraiment trop insister sur l'importance qu'on doit y attacher, puisqu'ils montrent qu'il n'y a pas de règle absolue et que les deux grandes modalités du processus catachromasique : alvéolisation et non alvéolisation, qui nous semblaient si tranchées, se rejoignent pour ainsi dire dans ces espèces.

Le $\times$ *Polypodium Schneideri* m'a présenté une très curieuse particularité : au milieu de filaments d'un aspect identique à ceux du *P. vulgare*,

c'est-à-dire assez minces et moniliformes, s'en rencontrent d'autres, en plus petit nombre, d'un calibre beaucoup plus fort, beaucoup plus régulier, et bien plus colorés, FIG. 124. De prime abord, je pensais que j'avais affaire à des chondriocotes plaqués sur le noyau, mais je dus vite abandonner cette supposition, après examen attentif, car je rencontrais de semblables éléments dans toutes les figures, même dans celles des préparations où l'appareil mitochondrial n'était pas coloré; ces gros cordons faisaient donc absolument partie de la structure nucléaire et n'étaient point en dehors. J'ajouterai que je m'étais servi comme fixateur du liquide de BENDA. En traitant du matériel par le picroformol de BOUIN, qui eut l'avantage de me débarrasser complètement des chondriosomes, je trouvais des aspects semblables, FIG. 126, les gros cordons étaient même encore plus apparents, s'il est possible, gonflés qu'ils avaient été par le réactif. Nous reviendrons, lors de la discussion, sur ce singulier cas de dimorphisme.

B. Interphase.

Les éléments chromosomiques, à l'interphase, FIG. 105, 116, 117(1), 131, consistent en filaments granuleux fortement anastomosés entre eux, disposés

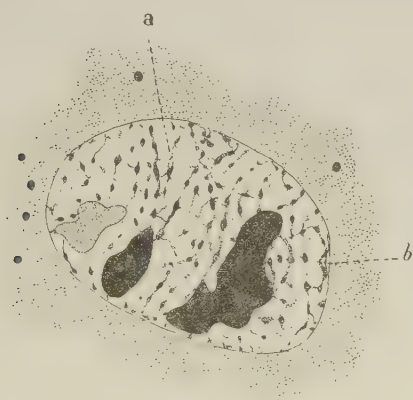


FIG. A. — *Polypodium vulgare*. Noyau interphasique; en a et en b deux petites mailles. BENDA. Obj. ZEISS d. f. 2 mm., n. a. 1,30. Oc. 18.

en tous sens au milieu de la cavité nucléaire; ils offrent fréquemment des parallélismes d'alignements très nets, ce qui indique que ces chromosomes n'ont guère subi de changement dans leur position, depuis le début de la catachromase. Les *Marsilea*, FIG. 133, *M. quadrifolia*, et le *Pilularia globulifera*, FIG. 137, possèdent des éléments chromosomiques constitués par des filaments très grêles, retenant fort peu le colorant, sauf aux points où existent de légers épaisissements.

Dans les espèces qui présentent parfois des chromosomes en partie alvéolisés, comme le *Polypodium vulgare*, il est possible de reconnaître encore l'indication de cette alvéolisation, par exemple dans la FIG. A en a; la petite

(1) La FIG. 117 a été mal reproduite dans la PL. IV. On en trouvera ici un dessin dans le texte, dessin beaucoup plus fidèle, FIG. A. (Note ajoutée pendant l'impression.)

maille *b* située à la partie droite de la même figure semble également une dualité du chromosome qui est appliqué contre la membrane nucléaire, mais il se peut aussi qu'elle soit due à une portion descendante du chromosome courbe voisin qui viendrait enlacer pour ainsi dire le premier et former ainsi en *b* un petit espace nous paraissant un réel alvéole.

Les noyaux du $\times$ *Polypodium Schneideri*, FIG. 125, possèdent encore les mêmes caractères que ceux des stades antérieurs de la télophase, avec leur dimorphisme d'éléments.

C. Anachromase.

Les phénomènes anachromasiques consistent essentiellement, à leur première période, comme nous l'avons vu pour le *Pteris cretica*, dans la formation de cordons homogènes sur toute leur longueur et libres d'anastomoses, par suite d'une égalisation de la substance et d'une rétraction des connexions.

J'ai reproduit le stade de début de l'anachromase chez les *Polypodium vulgare*, FIG. 118 et 119, *Marsilea quadrifolia*, FIG. 134, *Pilularia globulifera*, FIG. 138.

Tout porte à croire que dans certains noyaux de *Polypodium vulgare* et de *Phyllitis Scolopendrium*, il existe, à côté de filaments simples, quelques petites bandes ou tronçons de bandes, dérivées de celles de la catachromase, par exemple les deux filaments étroitement parallèles de la partie gauche de la FIG. 119, relative au *P. vulgare*; je n'ai pu toutefois m'en assurer avec certitude. S'il en était ainsi, quelques filaments ou portions de filaments du stade suivant, FIG. 120, deviendraient simples par un mécanisme semblable à celui que nous avons décrit dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, c'est-à-dire par rétraction de certaines parois des mailles et de certaines travées. Quoi qu'il en soit, ce processus est tout à fait accessoire, puisque la grande majorité des éléments chromosomiques évoluent suivant le mode du *Pteris cretica*.

Chez le $\times$ *Polypodium Schneideri*, les filaments perdent assez vite leur caractère hétéromorphe, par égalisation de la substance des éléments moniliformes, de telle sorte que bientôt, FIG. 127, le noyau prend l'aspect qu'il possède dans les autres *Polypodium*.

La division longitudinale se manifeste dans toutes les espèces à un moment identique, lorsque les filaments sont devenus d'un calibre régulier

ou à peu près (1). Les figures suivantes reproduisent le début de la division dans les *Adiantum capillus-Veneris*, FIG. 103, *Polypodium aureum*, FIG. 106, *P. vulgare*, FIG. 121, × *P. Schneideri*, FIG. 128; les FIG. 95 (*Dryopteris mollis*) et 139 (*Pilularia globulifera*) sont relatives à un stade ultérieur. Comme dans le *Pteris cretica*, les chromosomes ne tardent pas toutefois à ne plus montrer d'apparence de division; les *Phyllitis Scolopendrium* et *Polypodium aureum* cependant constituent des exceptions, et l'on peut, dans la plupart des cas, chez ces deux espèces, distinguer assez facilement les moitiés chromosomiques-filles durant toute la fin de l'anachromase (FIG. 100, *Phyllitis Scolopendrium*; FIG. 107, *Polypodium aureum*).

D. Métaphase.

Les chromosomes métaphasiques dans les différentes espèces de cette catégorie possèdent en général une insertion terminale; cependant chez quelques-unes, à côté d'un grand nombre de chromosomes insérés terminalement, on en remarque certains à insertion intermédiaire, comme dans les *Nephrolepis exaltata*, FIG. 237, *Adiantum capillus-Veneris*, FIG. 204, chromosome 1, *Woodwardia radicans*, FIG. 203, *Dennstædtia cornuta*, FIG. 198A, où l'insertion intermédiaire des chromosomes périphériques, numérotés de 1 à 9, est particulièrement claire, *Ceratopteris thalictroides*, FIG. 216, *Lygodium japonicum*, FIG. 217, et *Pilularia globulifera*, FIG. 228, 229, 230, 231, 232 et 233. Dans le *Doodia aspera*, FIG. 101, on rencontre les trois modes d'insertion chromosomique : terminale, intermédiaire et médiane (pour ce dernier cas, cf. le chromosome 3 de la FIG. 101 et le chromosome 1 de la FIG. 102); il en est de même chez le *Dryopteris mollis* (le chromosome 1 de la FIG. 96 possède une insertion médiane).

Je dois mentionner l'*Ophioglossum vulgatum* dont les métaphases avec leurs si nombreux chromosomes grêles et courts sont particulièrement remarquables. La FIG. 143 reproduit une vue de face, la FIG. 144 une portion d'une vue polaire, celle-ci montrant la forme exacte des chromosomes.

A signaler dans les FIG. 199 (*Phyllitis Scolopendrium*), 204 (*Adiantum capillus-Veneris*), 215 (*Polypodium aureum*), 217 (*Lygodium japonicum*) la présence d'anastomoses reliant les chromosomes.

Je n'ai noté de cas de « scissions transversales » des chromosomes que chez le *Phyllitis Scolopendrium forma crispum*, FIG. 200, en a.

(1) Il ne m'a pas été donné d'observer des figures de division dans les *Marsilea quadrifolia* et *Drummondii* ainsi que dans l'*Ophioglossum vulgatum*, mon matériel ne contenant que très peu de noyaux en anachromase, mais je ne doute pas qu'elle ne se produise dans les mêmes conditions que chez les autres plantes.

E. Anaphase.

Les quelques aspects de début d'anaphase, qu'il m'a été possible d'observer dans une ou deux espèces, m'ont bien confirmé encore que ce sont réellement les moitiés-filles qui se séparent et non les chromosomes entiers.

Les chromosomes des couronnes polaires affectent presque toujours une forme à peu près droite, non recourbée en crochet, conséquence de leur mode d'insertion (terminale), mais chez quelques espèces, comme le *Pilularia globulifera*, certains chromosomes, à insertion intermédiaire, se présentent comme des V à branches inégales, FIG. 140 et 141. Dans toutes ces plantes, les chromosomes sont absolument homogènes et, chez le *Polypodium vulgare* en particulier, malgré le soin que j'y ai apporté, je n'ai pu arriver à découvrir un indice quelconque de l'alvéolisation que certains d'entre eux pourront présenter à la télophase.

La FIG. 145 reproduit un stade de fin d'anaphase dans l'*Ophioglossum vulgatum*.

CHAPITRE III.

Azolla caroliniana; Salvinia auriculata et S. natans.

L'évolution chromosomique, dans ces deux espèces, est extrêmement simple, puisque le chromosome, toujours reconnaissable au cours de la cinèse, ne subit guère de modifications notables, si ce n'est, à l'anachromase, un assez faible allongement et le processus de la division longitudinale.

Ce type est par conséquent un des plus caractéristiques, ainsi que je le ferai ressortir plus tard, pour étayer la thèse de l'autonomie des chromosomes. Cette particularité, jointe à quelques autres, font de l'*Azolla* et du *Salvinia* des espèces des plus intéressantes au point de vue cytologique.

I. *Azolla caroliniana*.

§ I. Le tassement polaire et la catachromase.

Les chromosomes-filles, assemblés au pôle, se montrent sous forme de petits bâtonnets, quelque peu comparables à certains bacilles, étroitement pressés les uns contre les autres, FIG. 146. De même que dans les diverses

espèces, et cela malgré les faibles dimensions des éléments et du groupement qu'ils constituent, on se rend très bien compte qu'ils conservent leur individualité.

Peu après, lorsque le noyau se reforme, on assiste à un simple éloignement des corps chromosomiques. C'est à ce seul processus et à la constitution de fines anastomoses entre les éléments que se réduisent les phénomènes catachromasiques, FIG. 147, 148, 149. Il ne s'effectue aucune alvéolisation et, ajouterai-je, aucun étirement des corps chromosomiques, puisqu'au contraire ceux-ci deviennent même moins allongés que précédemment.

D'une manière insensible, il se produit une augmentation de volume du noyau, qui d'ovoïde devient sphérique, et en même temps une dissémination des chromosomes : on arrive ainsi au stade ultime de la catachromase, qui est celui que présentent les noyaux interphasiques.

§ II. L'interphase.

Dans les cellules du périblème et du plérome de la racine, les noyaux se présentent à ce moment avec la structure suivante, FIG. 150, 151 : au centre un gros nucléole arrondi, occupant souvent presque la moitié de la cavité nucléaire, puis disséminés dans cette cavité, des éléments chromosomiques très pâles, retenant fort mal le colorant ; ils se montrent, de même que dans les stades antérieurs de la catachromase, comme de petites masses arrondies ou ovoïdes ; les très fines anastomoses qui les relient sont pour ainsi dire invisibles.

D'autre part, dans les cellules du calyptrogène et du dermatogène, les noyaux offrent une structure un peu différente de celle que je viens de décrire. L'élément nucléolaire est fort réduit et consiste en un ou deux petits nucléoles ou même quelques globules d'un volume à peine supérieur à celui des corps chromosomiques, mais cependant plus intensément colorés que ces derniers. Ces corps chromosomiques ont une forme identique à ceux des autres noyaux, mais ils sont bien plus fortement colorés et nettement anastomosés entre eux, FIG. 152, 153, 154, 155.

Je n'ai pas rencontré une disposition générale appariée des éléments chromosomiques à ces stades ; si on en voit parfois des exemples, ce n'est que fortuitement.

§ III. L'anachromase.

Les processus d'anachromase consistent essentiellement en un assez faible allongement des éléments chromosomiques qui, de la forme arrondie

ou ovoïde, passent à celle de bâtonnets relativement courts, assez fréquemment recourbés. Le phénomène débute, pour ce qui est des noyaux à éléments peu chromatophiles, par une augmentation de la colorabilité de ces éléments, FIG. 156. En même temps, ou à peu près, la majeure partie des anastomoses disparaît, soit que celles-ci se rompent, soit que la substance du corps chromosomique s'écoule sur une portion de ces connexions. A ce moment on ne voit pas encore d'indice du clivage longitudinal.

Le clivage est fort difficile à discerner, par suite du très faible calibre offert par les chromosomes; j'ai pu cependant l'observer d'une façon certaine vers la fin de la période prophasique sur quelques chromosomes, FIG. 157, chromosomes *a*, *b*, *c*. Le crayon ne reproduit qu'imparfaitement les aspects, dont on peut se rendre compte en faisant varier la vis micro-métrique.

§ IV. La métaphase et l'anaphase.

La forme exacte des chromosomes disposés suivant la plaque équatoriale ne peut être observée que sur les figures vues du pôle, FIG. 223, 224 : ils se présentent comme des bâtonnets courts (les plus allongés ont une longueur de 1 μ ,50); on doit noter qu'il existe des chromosomes de taille différente et que souvent ils sont reliés entre eux par de fines anastomoses. D'après les figures vues de face, FIG. 158, il semblerait que les chromosomes sont moins allongés, offrant la plupart du temps l'aspect de petits corps ovoïdes ou de bâtonnets extrêmement courts. Cette particularité est due à ce que la plus grande partie du chromosome se trouve située dans le plan équatorial et que, de face, on ne voit guère que son extrémité proximale.

Je n'ai pu parvenir à déterminer quel était le mode d'insertion au fuseau des chromosomes de l'*Azolla caroliniana*.

Dans les métaphases vues du pôle, FIG. 223, 224, on remarque que les chromosomes offrent une tendance à se grouper en séries linéaires.

La dissociation dicentrique des chromosomes-filles est pour ainsi dire impossible à suivre, d'abord en raison de la petitesse et du grand nombre des chromosomes, puis du fait de leur position même.

J'ai dessiné, FIG. 159, un stade d'anaphase montrant les deux groupes chromosomiques en marche vers les pôles. Cette figure indique bien la forme des chromosomes à ce moment.

2. *Salvinia auriculata* et *S. natans*.

Dans le *Salvinia auriculata* les figures caryocinétiques, que j'ai étudiées dans le méristème foliaire, sont à peu près semblables à celles que l'on observe chez l'*Azolla caroliniana*.

Les phénomènes de la catachromase se passent d'une façon identique, FIG. 160. Dans les noyaux de l'interphase, FIG. 161, 162, 163, 164, 165, les éléments chromosomiques apparaissent de même comme de petites masses ovoïdes ou arrondies, mais elles sont plus chromatophiles que chez l'*Azolla* et on observe presque toujours distinctement les anastomoses qui les relient.

Dans la majorité des noyaux, FIG. 162, 163⁽¹⁾, 164, 165⁽¹⁾, on remarque à côté du nucléole, une, plus rarement deux plaquettes rectangulaires; ce sont des cristalloïdes protéiques. Ces formations, à ce que je sache, n'avaient pas encore été signalées chez les Hydroptéridées. Je n'en ai pas observé dans les noyaux des feuilles adultes.

Les processus anachromasiques ont lieu comme chez l'*Azolla*; j'ai dessiné, FIG. 166, un stade de la fin de l'anachromase, on y voit la division longitudinale dans quelques chromosomes (principalement dans ceux marqués *a* et *b*); les aspects ne sont guère plus manifestes que chez l'*Azolla*.

A la métaphase, les chromosomes vus du pôle, FIG. 225, 226, affectent des formes assez identiques à ceux de l'*Azolla*, ils sont cependant un peu plus gros; on peut voir aussi qu'ils offrent une inégalité de longueur, qu'un certain nombre sont réunis entre eux par des anastomoses et qu'enfin ils présentent une tendance à se grouper en séries linéaires.

A ce moment, les cristalloïdes sont rejetés dans le cytoplasme, FIG. 167; ils sont encore tout à fait intacts. Je n'ai pu suivre l'évolution ultérieure de ces corps, ni leur genèse.

Le *Salvinia natans* se distingue immédiatement du *S. auriculata* par l'absence complète de cristalloïdes nucléaires, FIG. 167^{bis}. Les images caryocinétiques offrent une assez grande analogie avec celles du *S. auriculata*. Les chromosomes métaphasiques sont plus grêles et plus recourbés que dans cette dernière espèce; ils sont très rapprochés les uns des autres, au point que l'ensemble d'une plaque vue du pôle est peu analysable, même dans la partie périphérique. De même que chez le *S. auriculata*, il existe d'assez fréquentes anastomoses entre les éléments.

(1) Un corpuscule chromosomique dans les FIG. 163 et 165 a été par erreur figuré comme ayant une partie centrale claire (Note ajoutée pendant l'impression).

CHAPITRE IV.

Blechnum occidentale et espèces se rattachant à ce type.

I. *Blechnum occidentale*.

Je serai naturellement bref en ce qui concerne l'exposé des phénomènes de l'évolution chromosomique dans le *Blechnum occidentale*, car après avoir décrit, d'une façon aussi détaillée que possible, trois types d'espèces, l'un à gros chromosomes avec alvéolisation catachromasique, l'autre à chromosomes longs et grêles et enfin le troisième à chromosomes courts, ces deux derniers sans alvéolisation, je serais sujet à maintes redites, puisque le *Blechnum* offre un type pour ainsi dire intermédiaire, en ce sens que les chromosomes, de calibre assez restreint, peuvent soit s'alvéoliser soit ne subir aucune alvéolisation. Toutefois cet objet nous fournit l'occasion d'insister à nouveau sur certains faits encore en litige et particulièrement importants pour l'examen des interprétations générales.

§ I. Le tassement polaire et la catachromase.

Le tassement polaire ne présente rien de particulier : les figures sont identiques à celles des autres espèces et les chromosomes demeurent ici encore parfaitement distincts et par leurs flancs et par leurs extrémités.

Lorsque le noyau-fille s'est reconstitué et que les chromosomes se trouvent écartés à nouveau les uns des autres, ceux-ci apparaissent comme des cordons plus ou moins parallèles et anastomosés, de calibre toutefois assez faible, et la plupart nettement *alvéolisés*, FIG. 168, 169. Toutefois, dans un certain nombre de noyaux ou même en mélange avec les chromosomes alvéolisés d'un noyau donné, on en trouve qui n'offrent qu'une seule maille ou bien encore d'autres chez lesquels il est impossible de découvrir d'alvéolisation, FIG. 170 ; ces derniers ont un aspect analogue à celui que nous avons décrit chez les autres Polypodiacées.

Les éléments étant plutôt grêles, les alvéoles qu'ils présentent affectent presque toujours une forme allongée. Les parois de ceux-ci, dans quelques parties, sont minces, dans d'autres plus épaisses ; certains aspects, dès lors, *simulent* peut-être plus qu'ailleurs ceux d'une « spiralisation ». D'autre part,

des chromosomes, comme celui de droite de la FIG. 169, pourraient vraiment faire croire à l'existence d'une division longitudinale, tant par la régularité de l'alvéolisation que par la correspondance des nodosités de leurs parois. Je pensais que c'étaient des figures de ce genre qui avaient amené Hof à admettre pour l'*Ephedra major* une division longitudinale catachromasique, mais j'ai pu me convaincre qu'en réalité les figures d'*Ephedra*, comme je l'indiquerai par la suite, sont bien moins favorables encore à cette interprétation inexacte.

L'absence d'un peloton-fille est de toute évidence chez le *Blechnum occidentale*.

§ II. L'interphase.

La structure des noyaux interphasiques est assez obscure par suite du grand nombre des chromosomes (1). Elle comporte un ensemble de filaments s'entrecroisant en tous sens, FIG. 171; cependant il est possible, par places, de se rendre compte qu'il persiste encore des bandes alvéolisées.

§ III. L'anachromase.

Comme les noyaux contiennent, à côté d'éléments qui ont subi à la télophase une alvéolisation, d'autres chromosomes qui sont restés à l'état de filaments simples, on pourrait s'attendre à trouver dans l'évolution anachromasique deux modes de reconcentration des chromosomes, mais les figures sont extrêmement embrouillées et il est pour ainsi dire impossible de faire la part des deux processus qui certainement doivent s'y trouver.

On reconnaît cependant des bandes alvéolisées, surtout dans les coupes n'intéressant que des fonds de noyaux, FIG. 172. Ces bandes, se dégageant peu à peu du « réseau » par rétraction d'une partie des anastomoses et renforcement de certains tractus, donnent naissance à des filaments en zigzag, FIG. 173, suivant un processus semblable à celui que nous avons suivi dans les *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, *Osmunda*, etc. La FIG. 174 montre le stade de ces filaments, fort longs, à allure capricieuse et pourvus, çà et là, de nodosités, restes de travées des anciennes bandes alvéolaires ou de portions plus épaissies de leur marge. Là encore, on ne peut constater l'existence de « chromomères ».

(1) Le nombre des chromosomes dans le *Blechnum occidentale* n'est certainement pas inférieur à 100, ainsi que je le dirai plus loin; il ne m'a pas été possible d'arriver à une numération exacte.

Les filaments simples, d'origine télophasique, lorsqu'ils existent, doivent se concentrer d'une manière analogue à celle observée dans les autres espèces, mais il est presque illusoire, ainsi que je l'ai dit, de chercher à les discerner au milieu des dualités des bandes, d'autant plus que les filaments flexueux produits dans l'un ou l'autre cas ne sont pas grandement différents.

La division longitudinale apparaît peu après le stade des filaments en zigzag, lorsque ceux-ci rectifient leurs courbures, FIG. 175. Comme dans le plus grand nombre des Polypodiacées que j'ai étudiées, elle ne demeure pas longtemps visible et, durant toute la dernière période de l'anachromase, les filaments semblent complètement homogènes. La FIG. 176 montre dans sa partie droite deux filaments ayant gardé encore apparente leur division, alors qu'on ne la voit plus du tout dans les autres.

§ IV. La métaphase et l'anaphase.

Les chromosomes métaphasiques sont les uns à insertion terminale, les autres à insertion intermédiaire (pour ce dernier cas, par exemple ceux numérotés 1, 2 et 3 dans la FIG. 177). De même que dans le *Pteris cretica*, les éléments externes sont disposés en majeure partie suivant le plan équatorial, tandis que les internes sont placés suivant l'axe du fuseau. Les moitiés longitudinales, en général, ne sont point perceptibles. Je n'y ai pas observé de solutions de continuité.

L'anaphase consiste, comme chez les autres espèces, dans la séparation dicentrique des chromosomes-filles, ainsi que j'ai pu m'en convaincre par quelques rares aspects de chromosomes situés à la périphérie de la plaque équatoriale; les figures en effet sont presque toujours extrêmement confuses, en raison du nombre considérable des éléments.

Dans les couronnes polaires, on reconnaît facilement des chromosomes droits et des chromosomes disposés en crochet, à convexité polaire, FIG. 178, cette dernière disposition résultant d'une insertion intermédiaire. La structure des éléments paraît tout à fait homogène, l'alvéolisation catachromatique ne semblant pas préluder dès ce moment; il est vrai qu'il pourrait se produire une diminution de densité de la substance dans la partie axiale du bâtonnet chromosomique sans que cela fut perceptible.

2. Espèces se rattachant au type du *Blechnum occidentale*.

Quelques espèces appartenant aux Marattiacées (*Angiopteris evecta* et *D'Urvilleana*, *Marattia fraxinea*) et Hyménophyllacées (*Trichomanes radi-*

cans) m'ont montré des aspects assez analogues à ceux que j'ai observés dans le *Blechnum occidentale*, mais je dois dire que chez elles la plupart des chromosomes paraissent alvéolisés à la télophase.

Les différentes figures que j'ai reproduites des principaux stades de l'évolution chromosomique pour ces espèces me dispenseront d'une description. On y verra l'alvéolisation catachromasique, FIG. 180, 181, 186, 190, les bandes du début de l'anachromase, FIG. 182, 187, le passage de ces bandes aux filaments en zigzag, FIG. 183, les filaments en zigzag, FIG. 184, le début de la division longitudinale, FIG. 185, 188. Je ferai remarquer que la division est assez bien apparente durant la fin de l'anachromase, en particulier dans les *Angiopteris* et le *Marattia fraxinea*, FIG. 189.

L'insertion des chromosomes à la métaphase m'a paru surtout terminale; dans quelques espèces cependant, comme *Angiopteris evecta*, FIG. 234, *A. D'Urvilleana*, FIG. 235, certains ont une insertion intermédiaire; dans le *Trichomanes radicans* il y en a peut-être de médianes. Je ne puis toutefois rien affirmer au sujet de cette dernière espèce, car le grand nombre de chromosomes qu'elle présente rend les figures difficilement analysables; on s'en convaincra par l'inspection de la FIG. 179, qui reproduit un début de tassement polaire. Je n'ai observé qu'un seul exemple de solution de continuité de la substance chromosomique à la métaphase, ceci dans l'*Angiopteris D'Urvilleana*, FIG. 235.

Chez ces différentes espèces, il est fort possible que tous les chromosomes ne s'alvéolisent pas complètement à la catachromase et même parfois que certains ne présentent aucune alvéolisation (ce dernier fait doit être cependant très rare), qu'il y ait dès lors à l'anachromase des tronçons de bandes alvéolisées, — et même des filaments simples, — mélangés à des bandes complètes et que certains aspects de passage de bandes aux filaments en zigzag avec alvéoles et parties simples remontent à la catachromase. Je n'ai pu en acquérir une preuve certaine, les noyaux étant trop surchargés, mais je serais tout porté à le croire, au moins pour le *Trichomanes radicans*, car il m'a été donné d'y voir quelques aspects catachromasiques fort instructifs, tels ceux des chromosomes 1 et 2 de la FIG. 181. Une question peut se poser au sujet de leur interprétation : ou bien les parties homogènes n'ont pas subi l'alvéolisation ou bien elles représentent une paroi seulement d'une maille, l'autre ayant disparu. Sans doute cette dernière hypothèse est-elle la plus plausible; on remarquera en effet, dans les autres chromosomes de cette même figure, l'extrême minceur de certaines parois et

on verra de plus que le trajet de ces parties homogènes n'est pas rectiligne, mais bien sinueux. On pourrait donc dire que le stade en zigzag, qui d'habitude est essentiellement propre au processus d'anachromase, se produirait parfois dès l'évolution catachromasique, certaines portions de chromosomes persistant comme telles jusqu'à ce que le phénomène de destruction des bandes devienne général.

Je dois répéter qu'un semblable processus constitue bien une exception, de même que l'alvéolisation des chromosomes du *Polypodium vulgare* ou du *Phyllitis Scolopendrium*; elle a cependant une haute portée, comme je l'indiquerai plus loin.

DEUXIÈME PARTIE.

Les caractères de nombre, de dimensions et de groupement des chromosomes.

CHAPITRE I.

Le nombre des chromosomes.

A. État de la question.

L'évolution du nombre des chromosomes présente un grand intérêt, non pas tant par elle-même que par les conséquences qui en découlent. En effet, la question du nombre peut tout d'abord éclairer celle de la nature des chromosomes, et la constance de ce nombre, que l'on peut considérer comme générale, constitue, ainsi que nous le verrons, un argument sérieux en faveur de la thèse de l'autonomie. D'autre part, elle est importante pour trancher certaines difficultés d'affinités systématiques et apporte en particulier son contingent à la solution des problèmes les plus passionnants de génétique ou d'hybridité.

De même que dans les autres végétaux, le nombre des chromosomes est très différent suivant les espèces de Filicinées, et alors que certaines en ont un chiffre restreint, d'autres peuvent compter parmi les plantes qui en possèdent le plus (1).

Le tableau ci-après contient les noms des Filicinées pour lesquelles divers auteurs ont indiqué le nombre des chromosomes, nombre diploïdique (2). J'avais dressé cette liste en 1914 et n'ai eu guère d'additions à y

(1) Très rarement dans les Phanérogames, le chiffre diploïdique atteint ou dépasse 80. Je citerai : *Carex acuta*, env. 52×2 (JUEL, 1900), divers *Magnolia* 40×2 (sec. GUIGNARD, 1897) ou env. 50×2 (sec. WEFELCHEID, 1911), *Nymphaea alba*, 48×2 (sec. STRASBURGER, 1900 — ou 32×2 , sec. GUIGNARD, 1897), *Coriaria myrtifolia*, env. 40×2 (GRIMM, 1912), *Gentiana procera*, env. 80 (DENNISTON, 1913), *Leucanthemum (Chrysanthemum) arcticum*, 45×2 (TAHARA, 1915B), *L. (Ch.) marginatum*, 45×2 (TAHARA, in ISHIKAWA, 1916).

(2) Je ne mentionne pas les nombres que j'ai signalés en 1912 pour les *Pteris multifida*, *Asplenium bulbiferum*, *Adiantum cuneatum* et *Dryopteris Filix-mas* var. *crenata*, ces nombres étant erronés.

apporter depuis cette époque. En 1915, TISCHLER a publié une énumération du même genre, mais elle est loin d'être explicite pour beaucoup de cas (1); une autre liste, mais fort incomplète, a été donnée en 1916 par ISHIKAWA.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Nombres haploïdiques	Auteurs
Hyménophyllacées :			
<i>Trichomanes trigonum</i> (<i>T. Kaulfussii</i>) (2)	env. 80 : sporo- phyte env. 80 : pro- thalle (aposporique).		GEORGEVITCH (1910 <i>a, b</i>)
Cyathéacées :			
<i>Alsophila excelsa</i>		env. 60	GREGORY (1904 <i>b</i>)
Polypodiacées :			
<i>Cystopteris fragilis</i> (3)	64	32	STEVENS, W. C. (1898)
<i>Onoclea sensibilis</i>	60 (probable- ment 64)	32	GREGORY (1904 <i>a et b</i>)
<i>Dryopteris Filix-mas</i> subsp. <i>eu-Filix-mas</i> var. <i>Borreri</i> (<i>Lastrea pseudo-mas</i>)	env. 144 (4)	env. 72	FARMER et M ^{lle} DIGBY (1907)

(1) Ainsi on y voit :

Scolopendrium vulgare 32 (chromosomes).
— — var. *crispum Drummondæ* ca. 70—100 »

Un lecteur non averti ne sait pas que les chiffres donnés pour la var. *crispum Drummondæ* correspondent à un nombre diploïdique (la plante étant aposporique et apogame); les chiffres 32 et 70—100 ne se trouvant pas précédés d'un X (notation indiquée par l'auteur lorsqu'il s'agit d'un nombre diploïdique, on pourrait penser que le nombre de la var. *crispum Drummondæ* pourrait être de 140—200, comme il est de 64 dans le *S. vulgare* type.

(2) Les noms des espèces figurant dans ce tableau sont ceux admis par C. CHRISTENSEN dans son *Index Filicum* (1906; suppl. 1913); ceux placés entre parenthèses et qui leur sont synonymes ont été employés par les auteurs cités.

(3) Mentionné dans la liste d'ISHIKAWA (1916) sous le nom erroné de *Cystopteris vulgare*.

(4) FARMER et M^{lle} DIGBY (1914) indiquent 144 chromosomes pour l'« *Aspidium Filix-mas* (type) »; il est probable que l'on doit entendre par cette dénomination de « type » la var. *Borreri* soit le « *Lastrea pseudo-mas* » étudié déjà par ces cytologistes en 1907.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Nombres haploïdiques	Auteurs
<i>D. F.-m.</i> subsp. <i>eu-F.-m.</i> var. <i>B. forma polydactyla</i> <i>Willsii</i> (<i>L. pseudo-mas</i> var. <i>polydactyla</i> WILLS)	env. 132 : em- bryon (apoga- me) (1)	64 - 66	FARMER et Melle DIGBY (1907)
<i>D. F.-m.</i> subsp. <i>eu-F.-m.</i> var. <i>B. forma polydactyla</i> <i>Daddsi</i> (<i>L. pseudo-mas</i> var. <i>polydactyla</i> DADDS)	env. 130 : em- bryon (apoga- me)	env. 96	FARMER et Melle DIGBY (1907)
<i>D. F.-m.</i> subsp. <i>eu-F.-m.</i> var. <i>B. forma cristata apo- spora</i> (2) (<i>L. pseudo-mas</i> var. <i>cristata apospora</i>)		43 en moyenne (probablement 50) : prothalle (aposporique)	Melle DIGBY (1905)
		59-64 : prothalle (aposporique)	FARMER et Melle DIGBY (1907)
		41 en moyenne : embryon (apoga- me)	Melle DIGBY (1905)
		59-64 ; 77-80 : embryon (apoga- me)	FARMER et Melle DIGBY (1907)
<i>D. mollis</i> (<i>Nephrodium molle</i>)	128 et 132	64 et 66 : gamé- tophyte	YAMANOUCHI (1907 ; 1908 a et b)
	(parfois 130 dans la première di- vision de seg- mentation de l'œuf)	64 et 66 ; sporo- phyte (apoga- me)	YAMANOUCHI (1908 b) YAMANOUCHI (1908 b)
<i>D. hirtipes</i> (<i>Nephrodium hiri- tipipes</i>)	120 — 130	60-65	STEIL (1919)

(1) FARMER, MOORE et Melle DIGBY (1903), puis FARMER et Melle DIGBY (1907) ont montré que chez cette plante, de même que dans le « *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla* DADDS » (1907), le nombre diploïdique du sporophyte était rétabli par fusion nucléaire dans le prothalle (*pseudapogamy*).

(2) Dans sa liste des nombres chromosomiques, TISCHLER (1915) mentionne cette plante sous le nom erroné de « *Dryopteris cristata apospora* ». Le *Dryopteris cristata* (*Lastrea cristata* ; *Nephrodium cristatum*) n'a aucun rapport avec le « *Lastrea* (ou « *Nephrodium* ») *pseudo-mas* var. *cristata apospora* » étudié par FARMER et Melle DIGBY.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Nombres haploïdiques	Auteurs
<i>Polystichum falcatum</i>		60-65 env. 80	Melle ALLEN (1914) WINGE (1917)
<i>Fadyenia Hookeri</i> (F. <i>prolifera</i>)	env. 60 (probablement 64)	32	GREGORY (1904 a et b)
<i>Athyrium Filix-femina</i>	76-80	38-40	FARMER et Melle DIGBY (1907)
<i>A. F.-f.</i> forma <i>clarissima Boltonii</i> (var. <i>clarissima</i> BOLTON)	env. 84 : sporophyte env. 84 : prothalle (aposporique) env. 84 : embryon (apogame)		id. id. id.
<i>A. F.-f.</i> forma <i>clarissima Jonesii</i> (var. <i>clarissima</i> JONES)	env. 90 : prothalle (aposporique) env. 90 : embryon (apogame)		id. id.
<i>A. F.-f.</i> forma (var.) <i>unco-glomeratum</i>	env. 100 : prothalle (aposporique)		id.
<i>Phyllitis Scolopendrium</i> (<i>Scolopendrium vulgare</i>)	64 env. 60 (probablement 64) 64		STEVENS, W. C. (1898) GREGORY (1904 a et b) FARMER et Melle DIGBY (1907)
<i>Ph. S.</i> forma <i>crispum Drummondæ</i> (<i>Scol. vulgare</i> var. <i>crispum Drummondæ</i>)	70-75 : noyaux du prothalle (aposporique) 80-83 : noyaux de l'archégone 70-82 : noyaux de l'anthéridie 95-105 et env. 80 : embryon (apogame)		id. id. id. id.
<i>Phyllitis Scolopendrium</i> × <i>Ceterach officinarum</i> (<i>Scol. vulgare</i> × <i>Asplenium Ceterach</i>)	env. 60 (probablement 64)	32	GREGORY (1904 a et b)

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Nombres haploïdiques	Auteurs
<i>Asplenium marinum</i> (1)	env. 60 (probablement 64)	32	GREGORY (1904 <i>a</i> et <i>b</i>)
? <i>Adiantopsis capensis</i> (<i>Davallia capense</i>) (2)	env. 60 (probablement 64)	32	id
<i>Adiantum cuneatum</i>	120-130	env. 60	CALKINS (1897)
<i>Pteris tremula</i>	120-130	env. 60	id.
	env. 60 (probablement 64)	32	GREGORY (1904 <i>b</i>)
<i>Pteridium aquilinum</i> (<i>Pteris aquilina</i>)	64	32	STEVENS, W. C. (1898)
<i>Polypodium aureum</i>		env. 34-36	FARMER et M ^{lle} DIGBY (1910)
<i>P. vulgare</i>		env. 90	id.
<i>P. v.</i> forma <i>cornubiense</i>			
(<i>P. v.</i> var. <i>elegantissimum</i>)		env. 90.	id.
× <i>P. Schneideri</i>		95-105	id.
Parkériacées :			
<i>Ceratopteris thalictroides</i>		env. 120-130	YABE et YASUI (1913) sec. ISHIKAWA (1916)
Osmundacées :			
<i>Osmunda regalis</i>		12 : sporocyte	STRASBURGER (1894 <i>a</i> et <i>b</i>)
		12 : prothalle	id.
		22 : sporocyte	GUIGNARD (1899 <i>a</i> et <i>b</i>); STRASBURGER (1900)
		± 12 : sporocyte	W. SMITH (1900)
		12; 16 et plus : prothalle	STRASBURGER (1900)
<i>O. regalis</i> var. <i>palustris</i> forma <i>aurea</i> (<i>O. palustris</i> var. <i>aurea</i>)		22	M ^{lle} DIGBY (1919)
<i>O. cinnamomea</i>		22	YAMANOUCHI (1910)(3)

(1) Mentionné dans la liste d'ISHIKAWA (1916) sous le nom erroné d'*Aspidium marinum*.(2) Le « *Davallia capense* » de GREGORY, nom dont il n'est pas fait mention dans l'*Index* si complet de C. CHRISTENSEN, est sans doute synonyme, m'écrivait le D^r CHRIST, de l'*Adiantopsis capensis* FÉE (*Hypolepis capensis* Hook).(3) C'est tout à fait à tort que M^{lle} PACE (1910) écrit que les Osmundacées possèdent 16 chromosomes dans la cellule-mère des spores, d'après SMITH, STRASBURGER et YAMANOUCHI.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Nombres haploïdiques	Auteurs
Salviniacées :			
<i>Salvinia natans</i>	8 16	4 8	ARNOLDI (1909) Melle YASUI (1911); KUNDT (1911)
Marsiléacées :			
<i>Marsilea Drummondii</i>	32	16	STRASBURGER (1907)
<i>M. elata</i>	32	16	id.
<i>M. hirsuta</i>	32	16	id.
<i>M. macra</i>	32	16	id.
<i>M. nardii</i>	32	16	id.
<i>M. quadrifolia</i>	32	16	id.
<i>M. vestita</i>	32	16	id.
Ophioglossacées :			
<i>Ophioglossum reticulatum</i>		Nombre ne dépassant pas 100, mais ne devant pas atteindre probablement 120	BURLINGAME (1907)
<i>Helminthostachys zeylanica</i> (1)		Entre 40 et 60	BEER (1906a)

A la lecture de ce tableau, ce qui attire immédiatement l'attention ce sont les chiffres différents donnés pour une même espèce par divers auteurs, en particulier pour les *Polystichum falcatum*, *Pteris tremula*, *Osmunda regalis* et *Salvinia natans*. Doit-on interpréter ces divergences soit comme résultant d'une variabilité normale, soit comme dues à des erreurs de numérations ou à des anomalies?

La thèse de la variabilité du nombre des chromosomes a été en particulier soutenue, en ce qui concerne les Filicinées, par STRASBURGER, SMITH et surtout par FARMER et M^{lle} DIGBY (1907).

STRASBURGER (1900), en étudiant l'*Osmunda regalis*, a indiqué un nombre haploïdique de 22 dans les sporocytes, ceci d'accord avec GUIGNARD (1899^A et 1899^B), le chiffres de 12 qu'il avait donné en (1894^A et 1894^B) étant erroné, ainsi qu'il l'a reconnu lui-même. Fait des plus singuliers, il a trouvé dans le prothalle 12, quelquefois 16 chromosomes et même davantage; il conclut dès lors à une variation.

(1) Par suite d'un lapsus, TISCHLER (1915) mentionné cette espèce sous le nom d'*H. ceylanica*.

Pour SMITH (1900), cette même plante offre des nombres variables. A la fin de la prophase hétérotypique, il constate 14, 15, 16 ou 20 « masses chromatiques séparées », ce qu'il considère comme une désunion de quelques paires de chromosomes, état transitoire, puisqu'il en voit à la métaphase 11 manifestement doubles sur 12. Il en compte 12 également à l'anaphase. Il ajoute cependant qu'il n'est pas du tout certain que le nombre des chromosomes à la plaque équatoriale soit si constant que le voudraient les théories de la division nucléaire généralement acceptées. La contradiction entre les constatations de STRASBURGER et GUIGNARD, d'une part, et de SMITH, d'autre part, est au moins étrange, ce même nombre de 12 ayant été reconnu inexact par le premier auteur. Nous verrons tout à l'heure ce qu'il faut penser de ces divergences.

FARMER et M^{lle} DIGBY (1907) ont noté des variations pour un certain nombre de formes apogames. Ils considèrent qu'elles ne sont pas dues entièrement à des erreurs de numération, mais doivent réellement correspondre aux fluctuations que présente le nombre chromosomique des différents noyaux. Ainsi dans ceux de l'embryon du *Phyllitis Scolopendrium* (*Scolopendrium vulgare*) forma *crispum Drummondæ*, ils ont trouvé, la plupart du temps, entre 95 et 105 chromosomes, mais deux fois environ 80; chez une même plante, les noyaux prothalliens montreraient entre 70 et 75 chromosomes, les noyaux archégoniaux de 80 à 83, les noyaux anthéridiaux de 70 à 82. Le cycle évolutif de cette forme ne comporterait pas de réduction chromatique, mais il semblerait que le sporophyte ait un nombre plus considérable de chromosomes que le gamétophyte. Dans l'embryon du *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri* forma *cristata apospora* (*Lastrea pseudo-mas* var. *cristata apospora*), tandis que quelques noyaux présenteraient entre 59 et 64 chromosomes, d'autres en auraient entre 77 et 80.

D'après ces cytologistes, les *Polypodium* offriraient également des variations. Pour le *P. vulgare* (1910), ils indiquent un nombre haploïdique d'environ 90, « ou peut-être quelquefois moins ». Dans le $\times$ *P. Schneideri*, ce nombre est variable, prétendent-ils, et ordinairement oscille entre 95 et 105, mais il n'atteint pas dans la majorité des cas 124, comme il le devrait s'il représentait la somme apportée par les parents.

YAMANOUCHI (1907, 1908^A, 1908^B, 1908^C), dans le *Dryopteris mollis*, a trouvé constamment deux nombres différents de chromosomes : 128 et 132 pour le sporophyte, 64 et 66 pour le gamétophyte, ces derniers nombres aussi bien dans les prothalles apogames. Lors de la première division de segmentation de l'œuf, il a noté parfois (1908^B) 130 chromosomes.

Au point de vue général, cette assertion sur la variabilité du nombre des chromosomes chez une même espèce a son principal défenseur en DELLA VALLE. Son important mémoire de 1909 donne un relevé des cas mentionnés à ce sujet dans les divers écrits zoologiques et botaniques. Il en conclut que ces cas sont beaucoup plus nombreux que ceux que l'on pourrait invoquer pour établir la loi de constance du nombre, loi sans fondements, dit-il, qui n'a été formulée qu'à la suite de numérations approximatives et peu nombreuses.

DELLA VALLE a étudié les cellules de l'endothélium de Salamandre et a relevé une assez grande variation. Ainsi sur 40 numérations, il a obtenu :

Nombre des chromosomes :	19	21	22	23	24	25	26	27
Nombre des cinèses :	1	1	1	6	16	12	2	1

En mettant de côté 15 numérations qui ne lui paraissaient pas rigoureusement exactes, il restait :

Nombre des chromosomes :	21	22	23	24	25	26
Nombre des cinèses :	1	1	3	10	8	2

De semblables faits montrent, dit DELLA VALLE, que c'est la variation du nombre et non la constance qui est probablement la loi générale des cinèses de tous les organismes, et ses propres observations viendraient concorder avec les données fournies par les auteurs. L'hypothèse de l'individualité des chromosomes, ajoute-t-il, a été fondée principalement sur la loi de constance, or ce fait n'est pas du tout démontré. « Les chromosomes doivent être considérés comme une organisation temporaire et variable de la chromatine qui se forme à la prophase et se redissout à la télophase ». Le nombre des chromosomes, d'après le cytologiste italien, est sous la dépendance des conditions physico-chimiques, et comme en général celui des particules d'une phase dispersée, il n'est constant que pour des conditions déterminées et varie avec les changements que peut subir le système. Les chromosomes dès lors ne seraient point des individualités permanentes; à chaque nouvelle cinèse, ils se reconstitueraient, mais non pas nécessairement aux dépens des mêmes éléments chromatiques.

BACCARINI (1908), d'après des recherches sur le *Cynomorium coccineum*, où il a trouvé de 16 à 28 chromosomes diploïdiques, prétend que la constance numérique des chromosomes ne serait pas essentielle, mais seulement relative; les granules chromatiques que l'on observe dans les noyaux quiescents seraient seuls des unités élémentaires, les chromosomes ne représentant que des agrégats d'ordre supérieur.

Quant à la thèse de la constance du nombre des chromosomes, indépendamment de beaucoup d'auteurs qui n'ont observé aucune variation à cet égard dans les végétaux ou animaux, je citerais entre autres, comme l'ayant déduit de nombreuses et minutieuses observations qu'ils ont faites, M^{elle} LUTZ (1912) pour les *Oenothera*, DE SMET (1914) pour le *Crepis virens*, ainsi que M^{elle} TERBY dans des recherches encore inédites sur le *Butomus umbellatus*.

B. Observations personnelles.

Je dois d'abord faire observer que la numération des chromosomes somatiques des Filicinées n'est pas chose aisée, — je pourrais même en dire autant des cinèses maturatives, — puisque la plupart des espèces en possèdent un nombre très élevé et que dans d'autres, où ce nombre est plus faible, les chromosomes sont ordinairement longs, recourbés et disposés suivant l'axe du fuseau, ce qui rend ainsi les figures très embrouillées.

Cette difficulté avait été éprouvée depuis longtemps déjà par les cytologistes. OVERTON ne disait-il pas en 1893 : « dans les Ptéridophytes, quoique les noyaux soient assez gros, le nombre des chromosomes, dans les formes examinées jusqu'ici, est si grand qu'il est souvent presque impossible d'en faire même une numération approximative ».

Il y a à tenir compte aussi du stade exact où est faite la numération; il faut être parfois prudent et, dans des métaphases avancées, ne pas considérer comme éléments entiers des chromosomes-filles.

Les chromosomes forment, en général, à la métaphase, moment de beaucoup le plus favorable pour effectuer la numération, ceci dans les figures vues du pôle, un assemblage souvent fort complexe. Chez beaucoup d'espèces, les constituants externes sont toujours très clairs, mais le centre est autrement difficile à inventorier. Dans cette dernière région, les chromosomes sont dirigés suivant les fibres ou lamelles fusoriales et on n'aperçoit là de leur trajet que de petites portions qui remontent ou s'enfoncent fortement dans le champ; en ce cas, par exemple dans les *Dennstaedtia cornuta*, *Adiantum cuneatum*, *Pteris*, lorsque les chromosomes centraux n'ont pas une partie notable couchée dans le plan équatorial et que leurs extrémités distales sont toutes sensiblement à une même hauteur, l'évaluation du nombre est relativement simple, car on n'a qu'à compter, en plus des éléments de la couronne externe, les extrémités montantes au plan supérieur de la figure et les extrémités descendantes au plan inférieur (cf. FIG. 198 a, b, c, 205 a, b, c, 211 a, b, c, 212 a, b, c, 214 a, b, c); chez certaines autres espèces, les chro-

mosomés centraux sont plus ou moins couchés dans le plan équatorial et se redressent à des hauteurs diverses, la méthode précédente ne peut être appliquée et il est pour ainsi dire impossible d'arriver à dénombrer ces chromosomes, surtout s'il y en a beaucoup, comme dans le *Polypodium vulgare* ou le $\times$ *P. Schneideri*. Je dois ajouter qu'il est toujours préférable pour une numération de choisir les cellules du dermatogène ou celles des couches externes du périblème, les chromosomes y étant moins resserrés en raison du plus grand espace dont ils disposent.

J'ai évalué le nombre diploïdique d'après celui des chromosomes rangés à l'équateur, contrairement aux assertions de DEHORNE (1911), qui prétend que ce nombre doit correspondre à la moitié de ceux-ci. Il n'est pas douteux que cette interprétation est inexacte, puisque nous avons vu que ce ne sont pas les chromosomes entiers de la métaphase qui remontent vers les pôles, mais bien les moitiés longitudinales dont ils sont constitués.

Le tableau suivant renferme le résultat de mes recherches concernant un certain nombre des espèces dont j'ai étudié l'évolution chromosomique. Toutefois je ferai remarquer que la majorité de ces chiffres ne sont qu'approximatifs, malgré le soin minutieux que j'ai apporté à mes numérations, et cela pour les raisons mentionnées plus haut, raisons sur lesquelles il me paraît inutile de revenir. Les dessins que je donne à ce sujet sont aussi rigoureusement exacts que faire se peut et n'ont absolument rien de fantaisiste.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Numéros des figures du mémoire
Hyménophyllacées :		
<i>Hymenophyllum tunbridgense</i>	24 (probablement)	FIG. 191 et 192
Cyathéacées :		
<i>Alsophila excelsa</i>	138 env.	FIG. 193
Polypodiacées (1) :		
<i>Dryopteris Filix-mas</i> subsp. <i>eu-Filix-mas</i> var. <i>crenata</i>	130 env.	FIG. 194

(1) Je n'ai pas compris dans cette liste certaines espèces de cette famille dont je n'ai pu compter les chromosomes que d'une façon trop approximative; voici toutefois quelques données relatives à ces plantes :

Dryopteris setigera : nombre ne paraissant pas inférieur à 90 chromosomes.

Nephrolepis exaltata : nombre ne paraissant pas inférieur à 82 chromosomes (les formes *Pier-sonii* et *Whitmanii* semblent ne pas avoir un chiffre différent de celui du type).

Blechnum occidentale : nombre ne paraissant pas inférieur à 100 chromosomes.

Adiantum hispidulum : nombre ne paraissant pas inférieur à 120 chromosomes.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Numéros des figures du mémoire
<i>Dryopteris Filix-mas</i> subsp. <i>eu-Filix-mas</i> var. <i>Borreri</i>	130 env.	FIG. 195
<i>Dryopteris spinulosa</i> subsp. <i>dilatata</i> var. <i>oblonga</i>	130 env.	FIG. 196
<i>Oleandra articulata</i>	144 env.	
<i>Saccoloma domingense</i>	90 env.	FIG. 197
<i>Dennstædtia cornuta</i>	92 env.	FIG. 198 a, b, c
<i>Phyllitis Scolopendrium</i>	64 env.	FIG. 199
— — forma <i>crispum</i>	64 env.	FIG. 200
— — forma <i>ramo-marginatum</i>	64 env.	FIG. 201
<i>Asplenium Adiantum-nigrum</i> subsp. <i>nigrum</i> var. <i>argutum</i>	124 env.	FIG. 202
<i>Woodwardia radicans</i>	64 env.	FIG. 203
<i>Adiantum capillus-Veneris</i>	62 env.	FIG. 204
— <i>cuneatum</i>	114 env.	FIG. 205 a, b, c
<i>Pteris cretica</i>	60 env.	FIG. 206 — 209
— — var. <i>Ouvrardii</i>	120 env.	FIG. 210
— — var. <i>albo-lineata</i>	80 env.	FIG. 211 a, b, c
— <i>multifida</i>	110 env.	FIG. 212 a, b, c
— <i>dentata</i>	64 env.	FIG. 213
— <i>tremula</i>	190 env.	FIG. 214 a, b, c
<i>Polypodium aureum</i>	72 env.	FIG. 215
Parkériacées		
<i>Ceratopteris thalictroides</i>	140 env.	FIG. 216
Schizéacées :		
<i>Lygodium japonicum</i>	90 env.	FIG. 217
Osmundacées :		
<i>Leptopteris superba</i>	42 env.	FIG. 218

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Nombres diploïdiques	Numéros des figures du mémoire
<i>Osmunda cinnamomea</i>	44	FIG. 219
— <i>regalis</i> (var. <i>obtusiuscula</i> et var. <i>Plumieri</i>)	44	FIG. 221 et 222 (var. <i>Plumieri</i>)
Salviniacées :		
<i>Azolla caroliniana</i>	48	FIG. 223 et 224
<i>Salvinia auriculata</i>	64	FIG. 225 et 226
— <i>natans</i>	48 env.	
Marsiléacées :		
<i>Marsilea quadrifolia</i>	32	FIG. 227
<i>Pilularia globulifera</i>	26	FIG. 228—233
Marattiacées :		
<i>Angiopteris evecta</i>	80 env.	FIG. 234
— <i>D'Urvilleana</i>	80 env.	FIG. 235
<i>Marattia fraxinea</i>	72 env.	FIG. 236

Quelques espèces appellent des remarques.

Hymenophyllum tunbridgense.

La FIG. 191 montre une métaphase, vue du pôle, d'une cellule périblématique appartenant au sommet du rhizome. Cette cellule étant petite, les chromosomes y sont assez tassés; malgré cela le chiffre de 24 chromosomes que j'y ai trouvé me paraît probable. En effet, la figure que j'ai dessinée ne contient aucun fragment de chromosomes; d'autre part, la coupe qui la précède, FIG. 191*b*, présente trois petits fragments, celle qui la suit, FIG. 191*c*, un seul et il est évident que ces fragments se rattachent aux chromosomes de la FIG. 191.

La FIG. 192 semble beaucoup plus claire, car elle appartient à une large cellule apicale d'une feuille. Cependant la numération en est fort délicate, car il y a des fragments dans le plan équatorial. La coupe qui la précède, FIG. 192*b*, contient trois petits tronçons et un bien plus long; la coupe qui la suit, FIG. 192*c*, en renferme six. Toutefois ces fragments ne constituent pas des chromosomes entiers. On remarquera, entre parenthèses, dans la FIG. 192, à gauche, une déchirure dans le cytoplasme ayant entraîné

l'arrachement de la portion *a* et de la portion *a'* d'un chromosome, arrachement qui s'est produit sans doute au niveau d'une solution de continuité de ce chromosome. En rattachant deux autres fragments qui se trouvent dans le plan équatorial avec d'autres des coupes précédentes et suivantes, on arrive au chiffre de 24.

Alsophila excelsa.

J'ai compté dans une figure particulièrement claire environ 138 chromosomes, FIG. 193. Ce chiffre est légèrement supérieur à celui que l'on peut déduire des indications de GREGORY, 1904^B; il est vrai que l'auteur anglais est peu affirmatif : « *In Alsophila (excelsa)*, dit-il, *the number of chromosomes is larger, the reduced number apparently being about 60* ».

Dryopteris Filix-mas subsp. *eu-Filix-mas*; *D. spinulosa* subsp. *dilatata*
et × *D. subalpina*.

La numération des chromosomes de ces divers *Dryopteris* présente de très grandes difficultés et la plupart du temps la partie centrale des plaques métaphasiques est absolument inanalysable. Je suis arrivé à compter un chiffre approximatif de 130 pour les *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata*, FIG. 194, et var. *Borreri*, FIG. 195, de même pour le *D. spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga*, FIG. 196. Quand à l'hybride × *D. subalpina*, les figures que j'ai rencontrées dans mon matériel ne m'ont pas permis une évaluation suffisamment précise du nombre chromosomique, mais tout porte à croire qu'il est aussi d'environ 130 ($\frac{130}{2} + \frac{130}{2}$).

Il est à remarquer que ce nombre de 130 est approximativement celui qui a été déjà donné pour divers *Dryopteris*; toutefois FARMER et M^{lle} DIGBY mentionnent pour le « *Lastrea pseudo-mas* » un chiffre de 144. On a l'habitude de considérer cette plante comme un synonyme de la var. *Borreri*; il est possible toutefois que les ptéridophiles anglais comprennent sous la dénomination de *pseudo-mas* d'autres formes que la var. *Borreri* classique (en particulier des formes horticoles).

Phyllitis Scolopendrium.

Le nombre de 64 chromosomes que j'ai trouvé dans le *Phyllitis Scolopendrium* type, FIG. 199, concorde avec les données de STEVENS, GREGORY, FARMER et M^{lle} DIGBY, et ce nombre est identique à celui que m'ont offert les formes *crispum*, FIG. 200, et *ramo-marginatum*, FIG. 201,

Adiantum capillus-Veneris.

Dans cette espèce, le nombre des chromosomes doit être au minimum de 62, au maximum 64. La FIG. 204 reproduisant la plus claire des vues métaphasiques que j'ai pu observer montre en effet 62 chromosomes certains, mais on y remarque en α et β deux petits éléments à propos desquels subsiste un léger doute; je pense toutefois qu'ils correspondent, non à des chromosomes complets, mais à des fragments de chromosomes, car ils sont tout entier dans un plan différent du plan équatorial et ne remontent ni ne descendent, en sorte qu'ils ne touchent pas l'équateur.

Adiantum cuneatum (1).

Cet *Adiantum* possède environ 114 chromosomes, FIG. 205 a, b, c, chiffre inférieur à celui donné par CALKINS (1897) : entre 120 et 130.

Pteris cretica et variétés.

J'ai étudié d'abord des exemplaires appartenant à la forme typique, les uns cultivés, les autres sauvages, ces derniers de provenance d'Erbalunga (Corse).

Chez ces diverses plantes, le nombre chromosomique paraît être de 60, FIG. 206—209.

Dans le var. *Ouvrardii*, variété horticole (2), dont l'origine m'est inconnue, j'ai trouvé 120 chromosomes, FIG. 210. Cette variété est, sans nul doute, une race didiploïdique du *P. cretica* normal. C'est, je pense, le premier exemple authentique d'une race didiploïdique chez les Ptéridophytes (analogue aux *Enothera Lamarckiana* var. *gigas*, $\times$ *Primula Kewensis* forme fertile, *P. sinensis* var. *gigas*).

Les chromosomes du *P. cretica* var. *Ouvrardii* paraissent d'un calibre sensiblement identique à ceux du type.

Une deuxième variété de *P. cretica*, le var. *albo-lineata*, très répandue dans les cultures, m'a fourni un nombre d'environ 80 chromosomes, FIG. 211 a, b, c.

(1) Les exemplaires que j'ai étudiés correspondent exactement au n° 7 des *Filices austro-brasilenses*, lequel a été déterminé par le Prof. ROSENSTOCK.

(2) Elle se distingue du type par ses proportions beaucoup plus fortes; ses frondes, rigides, atteignent jusqu'à 80 cm. du haut; les segments inférieurs sont bipinnatiséqués dès la base et leurs lobes mesurent 1,5—2 cm. de large sur 20—30 cm. de long.

Pteris tremula.

L'étude d'un exemplaire horticole m'a montré un nombre de chromosomes fort élevé, que je puis cependant avec assez de sûreté évaluer à environ 190, FIG. 214 *a, b, c*. On sait que CALKINS a donné pour cette espèce le chiffre de 120 à 130 chromosomes diploïdiques et GREGORY celui de 60 environ. Nous sommes donc en présence de trois nombres très différents; ne voulant pas mettre en doute les résultats de ces cytologistes, je suis assez porté à croire qu'il existe plusieurs races de ce *Pteris*, l'une à 64 chromosomes, l'autre à 128, enfin une troisième à 192. Cette dernière constituerait une race tridiploïdique. La plante que j'ai examinée, dois-je ajouter, ne diffère pas morphologiquement des *Pteris tremula* vulgairement cultivés. L'étude de la plante sauvage ainsi que de nouvelles recherches seraient nécessaires pour élucider la question de ces très curieuses races cytologiques.

Ceratopteris thalictroides.

Le nombre exact des chromosomes de cette espèce est fort difficile à apprécier par suite de la présence d'éléments à insertion intermédiaire (et peut-être médiane); il ne doit pas cependant être inférieur à 140 et supérieur à 146, FIG. 216, chiffre presque de moitié moindre que ceux indiqués par ISHIKAWA (1916), — $n =$ de 120 à 130, — d'après YABE et YASUI (1913). En me référant au mémoire de YABE et YASUI, j'ai trouvé deux dessins dont l'un, fig. 21, représente une métaphase hétérotypique vue du pôle, où l'on peut compter au maximum 58 chromosomes, et l'autre, fig. 26 (à la partie droite), une métaphase homéotypique vue du pôle, où sont représentés environ 68 chromosomes.

En s'en tenant à ces deux figures (dans lesquelles manquent sans doute quelques éléments), le chiffre donné par ISHIKAWA paraît tout à fait erroné; il est possible que ce cytologiste ait indiqué par erreur les chiffres relatifs au *Ceratopteris* dans la colonne des valeurs haploïdiques, au lieu de les faire figurer dans celle des valeurs diploïdiques. Dans le tiré à part que j'ai eu entre les mains, des erreurs de ce genre avaient été corrigées par l'auteur.

Leptopteris superba.

Une vue polaire métaphasique, bien claire, m'a permis de compter 42 chromosomes, FIG. 218; je n'ai pu contrôler ce chiffre sur d'autres figures, car toutes celles que j'ai examinées étaient fort embrouillées. Je ne donne donc ce chiffre de 42 que sous toutes réserves.

Osmunda regalis.

Par suite du désaccord existant entre les divers auteurs sur le nombre des chromosomes de cette espèce et la présomption suivant certains, comme je le signalais au début de ce chapitre, d'une *variation très notable* de ce nombre, il m'a paru utile, concurremment à la numération diploïdique, de reprendre la numération haploïdique, celle-ci pouvant donner des résultats plus précis.

En présence du grand écart offert par les chiffres publiés jusque-là, je songeais à la possibilité de l'existence, dans la forme typique de l'espèce, de deux races caractérisées par des nombres différant du simple au double, l'une ayant 44 chromosomes diploïdiques et 22 chromosomes haploïdiques, l'autre 22 ou 24 et 11 ou 12. Cela me semblait assez vraisemblable, puisque chez le *Pteris cretica* il existe, par exemple, une race didiploïdique.

Pour la numération des chromosomes somatiques, j'ai pris d'abord la forme typique de l'espèce, le var. *obtusiuscula* MILDE, caractérisée par ses segments oblongs, plus ou moins arrondis au sommet et non ou très obscurément serrulés à la marge, puis une race méridionale, le var. *Plumieri* (TAUSCH.) MILDE, dont les segments sont allongés, atténués en pointe et distinctement serrulés. Voici les résultats des numérations que j'ai effectuées :

1° var. *obtusiuscula* (exemplaires de culture, de provenance inconnue) :

Plusieurs vues polaires métaphasiques m'ont permis de compter 44 chromosomes.

2° var. *Plumieri* (exemplaires de Corse, vallée de l'Orta près Corte) :

Deux vues polaires métaphasiques, FIG. 221 et 222, m'ont donné également le chiffre de 44.

Je dois faire observer que si parfois un premier examen ne paraît pas suffisamment probant, une étude minutieuse des figures montre que le nombre de 44 est tout à fait exact. Dans la FIG. 221, on remarquera que le chromosome 1 est formé de deux tronçons, par suite d'un arrachement qui s'est produit au niveau d'une scission transversale, l'extrémité distale du tronçon inférieur et l'extrémité proximale du supérieur se montrant comme coupées avec un rasoir.

Quant aux chromosomes maturatifs, j'ai étudié tout d'abord un *Osmunda* (var. *obtusiuscula*) du jardin botanique de Louvain (1). Plusieurs

(1) Cette plante provenait des bois d'Aerschot, au N. E. de Louvain.

vues polaires métaphasiques, particulièrement claires, des sporocytes de cette plante m'ont permis d'y constater indubitablement 22 chromosomes. La FIG. 220 reproduit une de ces vues. A la diacinèse, j'ai compté également 22 et ceci dans six noyaux. Mais je dois faire remarquer qu'à ce stade il est nécessaire d'apporter un grand soin à la numération, car *même dans des coupes d'une épaisseur de huit microns, on ne trouve jamais des figures entières; il est nécessaire alors de rechercher les autres parties du noyau dans les coupes précédentes et suivantes*, ce qui est parfois assez délicat.

Je dois à l'extrême amabilité du Prof. WILSON SMITH d'avoir pu examiner quelques-unes de ses préparations, appartenant aussi à la var. *obtusiuscula*. De leur étude, j'ai été amené à tirer les conclusions suivantes, à savoir : 1° que le nombre des chromosomes, à la *métaphase*, est *toujours supérieur à 12*, contrairement à ce que M^r SMITH avance (1900); 2° que dans les cas où il est possible d'apprécier le nombre à une unité près, il m'a bien semblé qu'il y en avait 22. Rien ne m'a fait présumer que ce nombre varie, mais je dois dire qu'il est souvent *matériellement impossible*, au moins dans les préparations que j'ai eu sous les yeux et qui proviennent d'objets fixés à la solution faible de FLEMMING, d'effectuer dans toutes les figures une numération exacte. Les chromosomes se montrent fluents (je n'en ai pas vu toutefois qui le soient au même degré que les éléments des fig. 10 ou 14 de son mémoire) et on ne peut être certain que tel groupe donné, semblant, par exemple, composé de quatre chromosomes, n'en renferme pas en réalité cinq ou six. L'erreur de M^r SMITH provient justement d'avoir considéré comme chromosomes uniques des masses formées de plusieurs. C'est ce qu'indique la fig. 8 de son mémoire, figure que l'on pourra comparer avec le dessin que j'ai fait d'une plaque équatoriale, FIG. 220. D'autre part cette figure 8 renferme-t-elle bien tous les chromosomes?

M^r SMITH pensait, m'écrivait-il, que le nombre variait dans les environs de 12, parfois plus, parfois moins. Je n'ai pu arriver à établir, ainsi que je le disais, la réalité d'une variation. Une telle assertion me paraît avoir été formulée d'après l'examen de noyaux incomplets, appartenant aux derniers stades de la prophase; or en considérant comme complets des noyaux qui, en réalité, ne le sont pas, le nombre des chromosomes semble de la sorte variable. Le savant cytologiste de Toronto constatait, je l'indiquais au début de ce chapitre, 14, 15, 16 ou 20 masses chromatiques séparées, fait qu'il interprétait comme une désunion de quelques paires chromosomiques. Cette explication est fort peu plausible,

car toujours les deux branches dont est constitué chaque chromosome diacinétique restent associées et ce n'est qu'à l'anaphase que se produit leur séparation. Je n'ai pas trouvé dans les préparations que m'a envoyées M. SMITH de figures relatives à la fin de la prophase clairement analysables pour une numération exacte, cependant je n'ai pu observer aucune désunion des branches des chromosomes, ceux-ci se montrant réellement doubles jusqu'à la métaphase.

Il me semble donc incontestable que l'*Osmunda regalis*, tout au moins la var. *obtusiuscula*, possède 22 chromosomes haploïdiques et 44 chromosomes diploïdiques, — de même du reste que l'*O. cinnamomea* (FIG. 219); — ainsi se trouve réduite à néant l'hypothèse que j'avais d'abord envisagée, celle de l'existence de deux races possédant un nombre chromosomique différent. Je n'ai pas eu à ma disposition de matériel propice pour faire la numération des chromosomes maturatifs de la race *Plumieri*, mais il y a tout lieu de croire, étant données les numérations que j'ai effectuées dans la racine, que leur nombre est également de 22 (1).

Pilularia globulifera.

La numération des deux premières plaques équatoriales de cette espèce que j'ai examinées m'a amené à évaluer à 26 le nombre des chromosomes, mais sans une certitude absolue, non seulement en raison de leur embrouillement, mais encore parce que certains d'entre eux, bien que paraissant uniques, étaient coudés à angle assez aigu. J'ai donc cru nécessaire d'examiner un bon nombre d'autres plaques, d'autant plus que le chiffre de 26 chromosomes est très rare dans la série végétale (2). Pour ce qui est des éléments coudés dont je parlais à l'instant, j'ai acquis la conviction qu'ils n'étaient certainement pas formés de deux chromosomes, mais bien d'un seul, puisque j'ai trouvé à l'anaphase certains chromo-

(1) M^{lle} DIGBY (1919) a mentionné chez l'*Osmunda* « *palustris* var. *aurea* » l'existence de 20 chromosomes haploïdiques. Bien que pour la majorité des ptéridologistes (MILDE, CHRIST, CHRISTENSEN, etc.) l'*O. palustris* SCHRAD. ne soit pas une espèce distincte, mais une race de l'*O. regalis*, il y aurait lieu de lui attribuer une valeur assez importante, puisqu'elle différerait encore du type par le nombre de ses chromosomes; quant à la variété *aurea*, ce n'est qu'une simple forme obtenue par MM. MAY, horticulteurs anglais.

(2) Il n'a encore été signalé avec certitude que dans les *Bulbine annua* (CLEMENS MÜLLER, 1912), *Calopogon pulchellus*, $n = 13$ (M^{lle} PACE, 1909), *Epacris impressa*, $n = 13$ (SAMUELSSON, 1913) et *Erigeron annuus* (TAHARA, 1915A). Dans le *Smilax herbacea*, ELKINS (1914) indique un nombre haploïdique de 12 ou 13 et dans le *Tricyrtis hirta*, ISHIKAWA (1916) mentionne « 13, souvent 12 ».

somes disposés en **V** à branches inégales, fait qui indique une insertion métaphasique intermédiaire.

Parmi les 24 autres métaphases de *Pilularia* que j'ai alors étudiées, j'ai pu trouver plusieurs figures extrêmement claires, dans lesquelles il n'était pas possible d'hésiter sur le nombre des chromosomes, qui est réellement de 26, FIG. 228-233. Dans les plaques difficilement analysables, tout au moins pour certains éléments, je n'ai rien observé me permettant de supposer qu'il y ait plus ou moins de 26 chromosomes.

Salvinia natans.

Les nombreuses figures de métaphase vues du pôle que j'ai observées dans les jeunes feuilles de cette espèce se sont montrées extrêmement embrouillées et pour ainsi dire impossible à analyser d'une façon tout à fait précise : comme je l'ai déjà indiqué, les chromosomes sont fort tassés et presque tous recourbés, de telle sorte que la plupart du temps on ne peut se rendre compte où finit un élément et où commence un autre; la difficulté d'établir une numération exacte se trouve encore accrue du fait que les chromosomes sont fréquemment reliés entre eux par des anastomoses.

Dans une plaque métaphasique un peu plus claire que les autres, j'ai pu compter environ 48 chromosomes. Ce nombre qui, en tout cas, représente un minimum, ne doit pas être très loin de la réalité.

Cette observation, bien qu'imprécise, me paraît du plus haut intérêt. ARNOLDI (1909), en effet, a indiqué pour ce même *Salvinia natans* 4 comme nombre haploïdique et 8 comme nombre diploïdique, tandis que KUNDT (1911) ainsi que M^{lle} YASUI (1911) mentionnent des chiffres doubles de ceux-là (8 et 16).

Le *Salvinia natans* comprendrait donc trois races caractérisées par des nombres chromosomiques différents. A ce que je sache, aucune variété morphologique n'a été décrite dans cette espèce; les exemplaires que j'ai étudiés sont tout à fait semblables aux nombreux échantillons d'herbier qu'il m'a été donné d'examiner et provenant de France, d'Italie, d'Allemagne. Peut-être cette plante, qui n'a pas évolué dans ses caractères externes, a-t-elle subi, au contraire, une évolution plus intime, marquée en particulier par une modification dans le nombre de ses chromosomes. Je dois ajouter, — bien que je ne doute pas de la véracité des dires des cytologistes qui ont étudié avant moi le *Salvinia natans*, — qu'il me paraît nécessaire de poursuivre des recherches sur un matériel très abondant de cette espèce, provenant

des localités les plus diverses, pour être à même d'examiner d'après des faits indiscutables l'hypothèse que j'énonce aujourd'hui; d'autre part, l'attention pourrait être portée sur des caractères particuliers, soit des feuilles, soit du sporocarpe, caractères peu sensibles qui auraient pu échapper aux botanistes descripteurs et qui seraient corrélatifs d'un type cytologique (1).

CHAPITRE II.

Les dimensions des chromosomes.

A. État de la question.

1° Longueur des chromosomes.

L'étude de la longueur des chromosomes n'a pas encore été entreprise chez les Ptéridophytes.

Pour les Phanérogames, en particulier, on a reconnu que les chromosomes, dans une figure donnée, offraient soit la même taille ou à peu près, soit des différences de taille appréciables. Dans ce dernier cas, il ne s'agit pas toujours à proprement parler d'un dimorphisme, comme on a souvent l'habitude de le dire.

Il semble que la longueur des chromosomes (par exemple à la métaphase) peut être variable suivant qu'on envisage divers tissus : ainsi les éléments chromosomiques appartenant à une cellule du plérôme seront en général moins longs que ceux considérés dans une initiale ou une cellule du dermatogène; mais il est probable qu'il existe toujours une relation entre la taille des éléments, dans le cas d'hétérodynamisme.

L'existence de chromosomes somatiques de dimensions différentes est signalée par TISCHLER (1915) dans un seul Ptéridophyte, le *Psilotum triquetrum*, ceci d'après des dessins donnés par ROSEN (1896). En se rappor-

(1) J'aurais vivement désiré être à même de pouvoir contrôler ces faits pour pouvoir les consigner dans mon mémoire, mais je dois dire qu'on éprouve maintenant de grandes difficultés à se procurer du *Salvinia natans* : cette plante a complètement disparu de la seule localité française (fossés des Allées Boutant, près Bordeaux) où elle était autrefois très abondante et la plupart des jardins botaniques qui la cultivaient n'ont pas su la maintenir (notamment à Bruxelles, à Genève, à Lisbonne, à Catane). Ce n'est qu'après de très nombreuses démarches infructueuses, — et après avoir reçu de grands jardins botaniques sous le nom de *S. natans* des *S. auriculata*, — que j'ai pu obtenir d'un horticulteur des échantillons de *S. natans*.

tant aux planches du mémoire de ROSEN, on trouve en effet des figures (fig. 2 et 6, pl. IV) où sont représentés des chromosomes de longueur différente, mais de telles figures me paraissent assez peu démonstratives. Ainsi dans la fig. 2, un chromosome médian, de longueur double des autres, occupe en ligne droite, les deux côtés du plan équatorial; une telle disposition est tout à fait invraisemblable et l'auteur n'a cru voir qu'un seul élément alors qu'en réalité il y en avait certainement deux. Je ne veux pas dire pour cela que le *Psilotum triquetrum* n'offre pas de chromosomes de diverses tailles.

De tels chromosomes se rencontrent dans un certain nombre d'espèces de Phanérogames (1), principalement chez les Monocotylédones. L'exemple classique est celui du *Galtonia candicans*, qui possède 8 chromosomes longs, 4 petits et 4 moyens. Parmi les Algues, TISCHLER (1915) cite : *Spirogyra crassa*, *Closterium Ehrenbergii*, *Eudogonium cyathigerum*. Chez les Muscinées, on a signalé aussi des chromosomes de taille différente, dans le genre *Polytrichum*, en particulier les *P. piliferum* (J. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, 1907; VANDENDRIES, 1913), *juniperinum* (2) et *formosum* (J. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, 1907), ainsi que dans le genre *Mnium* — espèce indéterminée — (J. et W. VAN LEEUWEN-REIJNVAAN, 1908).

2° Épaisseur des chromosomes.

La question de l'épaisseur des chromosomes a fait l'objet de quelques mémoires, ceux du capitaine MEEK (1912, 1920) et celui de FARMER et M^{lle} DIGBY (1914); DE WINIWARTER (1919) a également abordé cette étude dans son travail sur les mitoses de l'épithélium séminal du chat.

Suivant MEEK (1912), qui s'est adressé uniquement aux animaux, le diamètre offert par les chromosomes d'une espèce — exception faite des hétérochromosomes — est constant dans toutes les cinèses; bien plus, une valeur donnée de l'épaisseur des chromosomes appartiendrait en propre à de grands groupements phylogénétiques (3) et il y aurait accroissement régulier de cette valeur, à partir des Protozoaires jusqu'aux Mammifères, suivant trois étapes.

(1) Dans les Monocotylédones, surtout dans les genres *Najas*, *Oryza*, *Bulbine*, *Hosta* (*Funkia*), *Aloe*, *Albuca*, *Galtonia*, *Eucomis*, *Hyacinthus*, *Scilla*, *Yucca*, *Nerine*, *Agave*, *Beschorneria*, *Listera*; dans les Dicotylédones, dans les genres *Morus*, *Spinacia*, *Melandrium*, *Vicia*, *Mercurialis*, *Oenothera*, *Crepis*.

(2) ALLEN (1912) prétend que dans cette espèce les différences de longueur sont très minimes et qu'il n'existe pas deux chromosomes longs, deux très courts et deux de taille moyenne, comme l'ont décrit M^r et M^{me} VAN LEEUWEN-REIJNVAAN.

(3) Ainsi il trouve que la largeur des chromosomes est $0,83 \mu$ chez tous les Métazoaires supérieurs à partir des Némathelminthes.

FARMER et M^{lle} DIGBY prétendent, au contraire, que le diamètre des chromosomes, tant chez les animaux que chez les végétaux, est variable : 1° dans une espèce, 2° dans les différentes espèces d'un phylum donné. Parmi les Filicinées, ils ont étudié le *Polypodium aureum* et l'*Osmunda regalis*. Dans le *Polypodium*, les chromosomes de la métaphase hétérotypique varieraient en largeur de 1μ à $1,6\mu$ et ceux de la cinèse homéotypique (chromosomes-filles au début de l'anaphase) de $0,6\mu$ à $1,1\mu$. De même dans l'*Osmunda*, les chromosomes métaphasiques des divisions archésporiales varieraient de $0,6\mu$ à 1μ et les chromosomes anaphasiques de la cinèse homéotypique de $0,7\mu$ à 1μ . Les cytologistes anglais citent une variation encore plus grande pour le *Pellia epiphylla*, chez lequel les chromosomes hétérotypiques à la métaphase offriraient un diamètre de $1,1\mu$ à 2μ , ou encore dans le *Galtonia candicans* (variation de $0,9\mu$ à $1,7\mu$ pour les chromosomes métaphasiques archésporiaux, de 1μ à $2,3\mu$ pour les chromosomes métaphasiques de l'hétérotypie et de $0,8\mu$ à $1,6\mu$ pour les chromosomes anaphasiques de l'homéotypie).

DE WINIWARTER (1919) observe, chez le chat, que le diamètre des chromosomes n'est pas identique dans la spermatogonie, le spermatocyte I ou le spermatocyte II, et il conclut que « les résultats de MEEK ne possèdent probablement pas la valeur absolue que leur attribue l'auteur, qu'ils sont soumis à des variations dont les limites sont déterminables, mais qu'ils ne méritent pas encore la condamnation irrévocable de FARMER et DIGBY ».

Cette question, laissée encore en suspens par le cytologiste de Liège, semble désormais tout à fait tranchée, puisque MEEK lui-même (1920) reconnaît avoir fait une généralisation trop hâtive et l'étude de nouveaux matériaux lui démontre le bien-fondé des résultats donnés par FARMER et M^{lle} DIGBY, à savoir : 1° que les diamètres chromosomiques peuvent être différents dans un groupe donné, les Insectes par exemple; 2° que ceux des spermatogonies d'un animal ne sont pas nécessairement identiques à ceux des spermatocytes II; 3° qu'ils peuvent enfin offrir de petites différences dans une même figure.

B. Observations personnelles.

1° Longueur des chromosomes.

L'étude de la longueur des chromosomes chez les Filicinées présente presque toujours de réelles difficultés, et il est beaucoup de cas où même

elle est impossible, par suite de la position que les éléments affectent à la métaphase. Ce n'est, en effet, que si un chromosome est situé en entier dans le plan équatorial qu'on peut seulement mesurer sa longueur.

Lorsque les chromosomes sont disposés en une couronne externe, ils se prêtent assez bien à une mensuration, cependant un certain nombre ont une portion distale redressée ou descendante. Quant aux éléments internes, nous savons qu'ils sont placés parallèlement au fuseau et on ne doit pas songer à les mesurer. Donc dans une figure donnée, même très favorable, il est impossible d'évaluer la longueur de tous les chromosomes.

Nous pouvons cependant bien nous rendre compte que chez certaines espèces tous les chromosomes n'ont pas la même longueur. Ainsi la FIG. 207 relative au *Pteris cretica* montre des chromosomes d'au moins deux dimensions, les uns (A) ayant $2,25\ \mu$, les autres (B) $3\ \mu$. Dans le *Pteris cretica* var. *albo-lineata*, FIG. 211A, on en remarque de $2,80\ \mu$ (B) et de $4\ \mu$ (A). Dans le *Nephrolepis exaltata* forma *Piersonii*, nous pouvons reconnaître, FIG. 237, cinq dimensions : $2\ \mu$ (A), $2,50\ \mu$ (B), $4\ \mu$ (C), $4,50\ \mu$ (D), $5,50\ \mu$ (E). Dans le *Dennstaedtia cornuta*, FIG. 198(A), certains chromosomes (A) ont $3\ \mu$, d'autres (B) ont $5\ \mu$. Les chromosomes du *Ceratopteris thalictroides*, FIG. 216, présentent certainement aussi des différences de longueur; leur forme, ordinairement recourbée, et le fait qu'ils ne sont souvent pas placés en entier dans le plan équatorial constituent des obstacles à une numération précise. Chez les *Azolla caroliniana*, FIG. 223 et 224, et *Salvinia auriculata*, FIG. 225 et 226, bien que les chromosomes soient tous à peu près situés dans le plan équatorial, l'évaluation de leur longueur offre aussi de grandes difficultés, par suite de leurs faibles dimensions et de leur forme courbe. L'examen des figures montrera néanmoins qu'il existe des différences de taille; ainsi dans l'*Azolla*, elle varie de $0,50\ \mu$ à $1,50\ \mu$.

L'espèce qui m'a présenté l'exemple le plus caractéristique de chromosomes hétérodynamiques est le *Dryopteris setigera*, FIG. 238 243. L'échelle des longueurs chromosomiques comprend : $1\ \mu$ (chromosomes A), $1,50\ \mu$ (chromosomes B), $2\ \mu$ (chromosomes C), $2,50\ \mu$ (chromosomes D), $3\ \mu$ (chromosomes E) et $4\ \mu$ (chromosomes F). Ces dimensions paraissent réellement fixes; remarquons que dans le dermatogène, FIG. 243, les éléments sont un peu plus allongés que dans le périblème. Je n'ai pu trouver dans le plérôme de figures suffisamment claires pour pouvoir y effectuer des mensurations.

Je ne pense pas qu'il se trouve une espèce, — tout au moins parmi les Filicinées que j'ai étudiées, — possédant des chromosomes tous exactement de même longueur : partout il doit y avoir des éléments de longueur diverse et ceux qui se présentent comme isodynames sont, sans aucun doute, en nombre constant. D'après mes observations, il existe toute une échelle de dimensions entre deux mesures extrêmes.

2° Epaisseur des chromosomes.

Mes recherches ont porté uniquement sur les chromosomes métaphasiques; je dois tout d'abord faire remarquer qu'il ne faut tenir compte pour les mensurations que des chromosomes qui *paraissent* indivis ou plus exactement ceux où *le rapprochement des deux moitiés longitudinales est parfait sur toute leur longueur*.

a. *Un chromosome métaphasique* n'a certainement pas un calibre égal dans toutes ses parties. On sait qu'au voisinage de son insertion fusoriale il présente une portion bien plus étroite que le reste de l'élément. En laissant de côté cette région effilée, la majeure partie du chromosome paraît avoir un calibre égal.

b. J'ai recherché si les différents éléments d'une *figure donnée* possèdent la même épaisseur. Dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, dont les chromosomes sont les plus gros que j'ai observés chez les Filicinées, j'ai remarqué dans deux cas (sur dix métaphases examinées) une *très légère variation* : les dimensions extrêmes que j'ai obtenues étant environ $1,50\ \mu$ et environ $1,25\ \mu$. On peut même se demander s'il s'agit là d'une variation réelle ou bien de différences dues soit à l'imperfection du procédé de mensuration, soit encore à la position que peut occuper le chromosome.

c. De même j'ai rencontré des variations semblables (soit une différence d'environ $0,25\ \mu$) parmi les chromosomes envisagés dans *diverses figures*. J'apporterai naturellement des réserves comme dans le cas précédent.

d. Des différences plus appréciables, et celles-là sans aucun doute réelles, peuvent être constatées chez des *espèces* d'une *même famille*, d'un *même genre* : — par exemple les chromosomes métaphasiques de l'*Hymenophyllum demissum*, FIG. 40, sont bien plus grêles que ceux de l'*H. tunbridgense*, FIG. 191 et 192, ceux de l'*Adiantum cuneatum*, FIG. 205A, sont plus grêles que ceux de l'*A. capillus-Veneris*, FIG. 204; — ou

encore dans des *racés ou formes d'une espèce* : ainsi les chromosomes du *Phyllitis Scolopendrium forma ramo-marginatum* sont d'un calibre plus faible que ceux du type, FIG. 199, ou de la *forma crispum*, FIG. 200.

CHAPITRE III.

Le groupement des chromosomes.

A. État de la question.

1. Jusqu'à présent l'existence d'un appariement des chromosomes somatiques, c'est-à-dire le rapprochement par paires d'éléments de dimensions semblables et par conséquent homologues, auxquels on pourrait donner le nom d'*isodynâmes*, n'a pas été signalée chez les Ptéridophytes. Je dois cependant dire que quelques figures données par M^{elle} DIGBY et FARMER montrent certains chromosomes paraissant appariés. Ce sont les fig. 3 (*a* et *a'*) de la note de M^{elle} DIGBY (1905) pour le prothalle et l'embryon du « *Nephrodium pseudo-mas* var. *cristata apospora* DRUERY », et 41 du mémoire de FARMER et M^{elle} DIGBY (1907) pour le prothalle du « *Lastrea pseudo-mas* var. *polydactyla* WILLS ».

D'après les auteurs, de tels appariements semblent assez fréquents chez les Phanérogames. STRASBURGER (1905) en signala le premier la présence dans le *Galtonia candicans* et l'*Hosta (Funkia) Sieboldiana*, espèces chez lesquelles les chromosomes sont nettement *hétérodynâmes* et où ceux de même taille sont groupés deux par deux.

Depuis lors, GEERTS (1907) et GATES (1909 et 1912) en ont constaté dans les *Enothera*, OVERTON (1905 et 1909) en particulier dans le *Thalictrum purpurascens* et le *Calycanthus floridus*, espèces où les « prochromosomes » sont appariés, M^{elle} SYKES (1908) dans les *Hosta (Funkia) ovata* et *Sieboldiana*, puis (1909) dans les *Hydrocharis morsus-ranæ*, *Sagittaria montevidensis*, *Melandrium album (Lychnis dioica)* et *Bryonia dioica*, CLEMENS MÜLLER (1909) dans divers *Yucca (Y. aloifolia, guatemalensis et Draconis)*, puis (1912) dans les *Najas marina*, *Galtonia candicans*, *Hyacinthus orientalis*, *Albuca fastigiata*, *Aloe Hamburyana*, *Eucomis bicolor*, *Bulbine annua*, *Beschorneria superba* et *Listera ovata*, STOMPS (1910) dans le *Spinacia oleracea*, TAHARA (1910) dans le *Morus indica*, KUWADA (1910) dans l'*Oryza*

sativa, ISHIKAWA (1911) dans le *Dahlia coronata*, enfin REED (1914) dans l'*Allium Cepa*.

Je rappellerai aussi que DEHORNE (1911), qui a étudié l'*Allium Cepa*, admet un « duplicisme constant » des chromosomes, ceux-ci étant « toujours disposés par paires, par *dyades*, ayant la valeur de moitiés longitudinales primaires ».

La présence d'appariements dans les noyaux somatiques a donné lieu de la part de STRASBURGER, puis d'OVERTON et de GATES, à cette théorie qu'au moment de la fécondation les éléments chromosomiques des gamètes mâle et femelle s'arrangent aussitôt par paires et que leur appariement persiste durant toute l'évolution du sporophyte. Dès lors, d'après GATES (1911), l'idée, souvent exprimée, que l'acte final de la fécondation, qui est l'appariement des chromosomes homologues, est différé jusqu'au synapsis, serait donc fausse, puisque l'on sait maintenant que les chromosomes sont appariés dans les noyaux du sporophyte.

2. Par contre, divers cytologistes n'ont pas constaté d'appariements dans les noyaux somatiques de diverses espèces, ainsi LUNDEGÅRDH (1910, *Allium Cepa* et *Vicia Faba*), DENNISTON (1913, *Gentiana procera*), MC ALLISTER (1913, *Smilacina racemosa*), SHARP (1914^A, *Vicia Faba*), DE SMET (1914, *Crepis virens*); d'autre part, BONNET (1911) et GRÉGOIRE (1912^A) n'ont pas trouvé, l'un dans le *Yucca gloriosa*, l'autre dans le *Galtonia candicans*, l'appariement parfait qui y avait été signalé. Mentionnons enfin les résultats d'un travail récent de SAX (1918) qui, dans les *Fritillaria pudica* et *Triticum durum*, n'a observé aucune indication d'un rapprochement des chromosomes par paires dans la première division de l'œuf.

B. Observations personnelles.

Il n'est guère possible de constater la disposition appariée des chromosomes qu'au moment de la métaphase, les figures antérieures, dans la plupart des espèces, n'étant pas du tout analysables à ce point de vue. Cependant les noyaux interphasiques d'*Azola caroliniana* et de *Salvinia auriculata* peuvent assez bien se prêter à cet examen. De leur étude, rien ne permet de conclure qu'il existe à ce moment une disposition appariée des éléments chromosomiques. Si l'on voit parfois quelques éléments placés côte à côte, ainsi que je l'ai déjà indiqué, il est impossible de les considérer comme réellement appariés; il n'est pas douteux en effet que dans une ca-

tivité nucléaire étroite, des chromosomes nombreux peuvent *forcément* être placés *parfois* les uns contre les autres.

Examinons les figures métaphasiques vues du pôle et tout d'abord prenons l'*Hymenophyllum tunbridgense*. La FIG. 192 montre un certain nombre de chromosomes de forme à peu près semblable, se correspondant deux à deux; cette disposition est toutefois beaucoup moins évidente dans la FIG. 191, les chromosomes étant assez resserrés.

Les *Saccoloma domingense*, FIG. 197, *Dennstædtia cornuta*, FIG. 198 a, et *Pteris cretica*, FIG. 206—209, sont les espèces où l'on observe peut-être des groupements les plus caractéristiques, ceci dans les chromosomes de la périphérie placés radialement, car on ne peut guère suivre que sur une faible longueur ceux situés au centre de la plaque. Beaucoup de chromosomes sont disposés par deux formant un alignement sensiblement parallèle, ou bien se rapprochant à leurs extrémités distales et présentant des courbures analogues. Par contre, il est facile de voir qu'on ne saurait trouver de partenaire à certains chromosomes, que l'on observe parfois des assemblages de trois et que l'on hésite à associer dans plusieurs cas tel chromosome avec tel ou tel autre.

Dans l'*Azolla caroliniana*, FIG. 223 et 224, si beaucoup de chromosomes sont disposés en V, ou encore plus ou moins parallèlement deux à deux, il en est d'autres qui sont isolés ou bien que l'on pourrait grouper avec des éléments séparés par un ou deux autres chromosomes. Les mêmes observations s'appliquent aux figures du *Salvinia auriculata*, FIG. 225 et 226.

Dans la série de figures, FIG. 228—233, concernant le *Pilularia globulifera*, nous voyons nettement qu'il n'y a pas un appariement régulier et constant des chromosomes de même forme.

On doit appliquer les mêmes réserves à toutes les espèces que j'ai étudiées; il sera facile de s'en convaincre en examinant les dessins de plaques métaphasiques que je donne. On sera en particulier frappé du fait que beaucoup de chromosomes correspondants sont séparés par un autre chromosome.

En résumé, si parfois un certain nombre de chromosomes métaphasiques affectent une disposition pouvant les faire considérer comme appariés, il est impossible de trouver partout cette disposition.

Je discuterai plus loin ce que l'on doit penser de la valeur des aspects observés et si, chez les Filicinées, il y a réellement tout au moins une tendance à un groupement par paires des chromosomes somatiques.

TROISIÈME PARTIE.

Discussion.

CHAPITRE I.

Les phénomènes catachromasiques et anachromasiques.

§ I. Se produit-il une destruction téléphasique des chromosomes.

La question que l'on doit tout d'abord se poser, avant d'aborder le détail des processus catachromasiques, est celle de savoir si le *noyau post-téléphasique comporte ou non une structure organisée*; nous avons vu que la thèse négative a été soutenue par VON TELLYESNICZKY, P. DELLA VALLE, NAKAO, CHAMPY, de telle sorte que pour ces auteurs les processus catachromasiques constitueraient des étapes d'une dissolution chromosomique (1), les chromosomes, ainsi que le prétend DELLA VALLE (1912), arrivant à se fondre « comme un morceau de gélatine dans de l'eau tiède ».

Les observations que j'ai faites sur le *matériel fixé*, et ceci sur toutes les espèces, montrent que le noyau durant la période interphasique ou lorsqu'il est devenu quiescent au point de vue caryocinétique, contient une *structure nettement définie* : soit des bandes alvéolisées, des filaments simples ou de petites masses ovoïdes, tous plus ou moins anastomosés. Ces éléments, nous les avons vu évoluer graduellement depuis le tassement polaire et, à la prophase, nous observons aussi graduellement une transformation inverse. Le fixateur n'a pu créer la structure interphasique ou quiescente, cela n'offre pas l'ombre d'un doute, puisque cette structure est une résultante de phénomènes téléphasiques. A ce sujet, nous partageons en-

(1) M^{lle} DIGBY (1919), dans son étude sur les *Osmunda*, emploie l'expression « *dissolution* » des chromosomes, qu'elle oppose à « *subsequent reconstruction* ».

Cette « *dissolution* », qui n'a pas pour l'auteur le même sens que DELLA VALLE y attache, puisqu'elle décrit à la téléphase un clivage longitudinal des chromosomes destiné à devenir efficient à l'anaphase de la cinèse *suivante*, consisterait en une résolution du chromosome en granules, tandis que les deux moitiés provenant du clivage se sépareraient plus ou moins largement.

tièrement les idées émises par GRÉGOIRE (1906) dans son mémoire sur les *Allium*, lorsqu'il combat la thèse de VON TELLYESNICZKY.

Nous dirons donc que, si l'on en juge par l'examen du matériel fixé, la période télophasique ne comporte certainement pas une dissolution totale des éléments chromosomiques, à moins d'admettre qu'à l'interphase les liquides fixateurs précipitent la *structure homogène* du noyau sous forme d'éléments qui, par une bien curieuse coïncidence, seraient fort semblables à ceux de la fin de la télophase. Or ceci est inadmissible, car il n'y a pas de lacune entre la fin de la télophase et l'interphase; de plus, je le répète, on peut suivre d'une façon insensible les transformations dont les chromosomes sont le siège. Autant dire que toutes les structures nucléaires observées après une fixation sont artificielles!

Les observations que j'ai faites sur les *noyaux vivants* viennent encore jeter une lumière intense sur cette question.

Elles ont porté d'abord sur les noyaux des feuilles de l'*Hymenophyllum tunbridgense*, espèce des plus favorable à cet égard, en raison de la très faible épaisseur de ses feuilles et des grandes dimensions offertes par le noyau.

Voici comment j'ai procédé : prenant un petit lobe d'une feuille, je le mettais dans une goutte d'eau entre lame et lamelle et l'examinais aussitôt, en diaphragmant assez fortement.

Le noyau est très apparent; à son intérieur, on voit, d'une manière bien distincte, outre le nucléole, de nombreuses petites granulations; celles-ci, chose importante, ne sont pas isolées les unes des autres au sein du liquide nucléaire, mais se montrent reliées entre elles par de minces tractus et disposées ainsi en des alignements plus ou moins nets, FIG. 13 (1).

Si on compare cette structure avec celle d'un noyau fixé et coloré, FIG. 16, on constate une remarquable similitude d'aspect. La structure d'un noyau fixé n'est autre que celle d'un noyau vivant, mais mieux marquée. Pour me rendre compte d'une façon plus démonstrative encore du passage des images constatées sur le vivant à celles observées après fixation, j'ai voulu suivre pas à pas l'action de la fixation, en faisant agir sous le microscope du liquide de BENDA, par exemple. Presque aussitôt, la structure nucléaire devient encore plus évidente : les granulations

(1) Il y a donc là, plus que l'aspect finement granuleux qui semble correspondre à un réseau chromatique très serré » observé par GUILLIERMOND (1919) sur les noyaux vivants, notamment dans les fleurs de *Tulipa suaveolens* et d'*Iris germanica*.

augmentent un peu de netteté et on constate, plus clairement que sur le vivant, qu'elles ne sont pas isolées, mais font partie de tractus filamenteux. Le fixateur n'a donc fait qu'*accentuer* la structure *existante* et il est dès lors inadmissible de prétendre qu'il puisse la *créer*. Je suis loin toutefois de nier que certains fixateurs ne puissent provoquer dans les structures nucléaires des altérations plus ou moins notables, telles qu'une rétraction dans les portions n'ayant pas subi une action immédiate, des empâtements dus à l'effet de l'acide acétique, etc. Ainsi, en traitant des feuilles d'*Hymenophyllum* par de l'alcool acétique (formule de VAN BENEDEN et NEYR : alcool absolu 1 partie, acide acétique cristallisable 1 partie), on observe une action brutale sur les noyaux, les filaments et leurs granules sont visiblement gonflés; de plus, les diverses mailles de la structure apparaissent tout à fait claires, FIG. 14 et 15, tandis que sur le vivant et après une fixation au liquide de BENDA, le fond du noyau est vaguement ombré; cette dernière différence doit s'expliquer par le fait que le premier fixateur provoque une coagulation de l'enchylème nucléaire, enchylème qui est venu renforcer les structures déjà gonflées.

Outre l'*Hymenophyllum tunbridgense*, j'ai examiné à l'état frais des lambeaux d'épiderme foliaire de *Pteris cretica* : on y distingue une structure nucléaire au moins aussi claire que dans la première espèce, malgré le plus faible volume des noyaux, et on y remarque, en particulier, des alignements de filaments, alignements que nous avons bien notés sur les noyaux du matériel fixé (dans la racine).

Mes observations démontrent donc que le noyau vivant possède une organisation identique à celle qu'offrent les noyaux fixés au liquide de BENDA. Etant donné d'autre part que l'étude du matériel fixé montre clairement que la structure des noyaux provient de la transformation des chromosomes, il s'en suit que l'organisation nucléaire révélée sur le vivant n'est pas due à une « cristallisation » temporaire, comme pourraient le dire VON TELLYESNICZKY ou DELLA VALLE, mais représente, sans conteste, l'*organisation chromosomique*.

Ces divers résultats contredisent l'interprétation de DELLA VALLE en montrant que dans tous les noyaux où nous trouvons, après fixation modérée, une structure chromatique, nous devons considérer cette structure comme naturelle. Mais ils autorisent une conclusion plus générale encore. DELLA VALLE en effet, nous l'avons dit, admet que si la *période interphasique* est de *courte durée*, la dissolution chromosomique peut ne pas être tout à fait com-

plète; par conséquent l'observation d'une structure dans un certain nombre de noyaux ne suffit pas à infirmer sa théorie; mais il faut remarquer que les noyaux foliaires d'*Hymenophyllum* et de *Pteris* ne se diviseront certainement plus. Il est donc clair que même dans le noyau « adulte » l'élément chromosomique persiste sous une forme organisée.

De même mes observations sont en opposition avec la thèse de CHAMPY, émise, il est vrai, d'après des recherches faites sur les noyaux des Vertébrés, en particulier sur ceux des cellules de l'épithélium intestinal des Batraciens (1911) et des cellules spermatiques de ces mêmes animaux (1913).

Les noyaux à l'état frais, dit CHAMPY, ne contiennent pas de réseau, mais on en constate sur les préparations fixées et même non colorées. Puis il ajoute : « Il faut admettre que la fixation a dans ce cas fait varier la réfringence des divers constituants du noyau, c'est-à-dire qu'elle en a modifié la structure ». Evidemment la fixation modifie la réfringence des éléments et peut aussi influencer un peu sur la manière d'être de la structure, comme je l'ai observé en étudiant l'action de l'alcool acétique sur les noyaux vivants d'*Hymenophyllum*, je le disais tout à l'heure, mais elle ne la crée pas de toutes pièces.

D'autre part, il n'est pas exact que les « structures réticulées » s'observent uniquement au centre des préparations, comme le prétend CHAMPY, et qu'à la périphérie les noyaux soient d'aspect homogène. Dans toutes mes sections de racines, les noyaux interphasiques ou quiescents se sont toujours montrés constitués d'éléments distincts, aussi bien à la périphérie qu'à la partie centrale. Je dois cependant faire remarquer que dans certaines racines assez grosses, la structure des noyaux internes se montre plus empâtée. Ce fait est dû à ce que la rapidité de pénétration des différents éléments d'un fixateur n'est pas identique. Ainsi, si l'on se sert du liquide de BENDA ou de la solution forte de FLEMMING, l'acide acétique, pénétrant plus rapidement que les acides osmique et chromique, agira pour ainsi dire à lui seul sur les parties centrales de l'organe, — qui dès lors seront gonflées, — tandis qu'à la périphérie l'action des trois substances sera simultanée. CHAMPY, pour prouver que l'excès de fixation qui pourrait intéresser les premières couches de cellules n'est pas la seule cause de l'absence de structure définie, prétend que « ce n'est point seulement dans les premières couches que le réseau n'apparaît pas, c'est aussi dans les 5 ou 6 couches de cellules superficielles. Or ces cellules, dit-il, présentent d'autre part les caractères d'une bonne fixation, car les éléments du cytoplasme, notamment les mito-

chondries, s'y présentent avec l'aspect qu'on leur trouve à frais avec les colorations vitales ». Cet argument est fort discutable, puisque une bonne fixation des mitochondries n'implique pas *forcément* une fixation adéquate du noyau.

En résumé, les transformations que subissent les chromosomes durant la phase catachromasique, et qui aboutissent à la structure telle que nous la constatons dans les noyaux interphasiques ou quiescents, structure réellement naturelle puisqu'elle existe sur le vivant, ces transformations, dis-je, ne comportent en aucune façon une destruction des éléments chromosomiques.

Peut-être pourrait-on interpréter comme le fait d'une certaine dissolution chromosomique la teinte grisâtre prise par l'enchylème nucléaire dans les noyaux télophasiques, aspect qui disparaît à l'anachromase. On pourrait d'ailleurs songer aussi à une émission, dans la cavité, de particules chromatiques extrêmement ténues, particules détachées des chromosomes lors de la sorte de dissociation qui se produit à la catachromase. Le problème paraît fort difficile à résoudre, pour ne pas dire impossible; en tous cas, s'il se produisait une très légère dissolution des chromosomes et une reprise ultérieure de cette matière dissoute, cela ne contredirait en aucune façon la persistance des organites chromosomiques.

§ II. Nature des phénomènes catachromasiques.

Voyons maintenant en détail quelle est la vraie nature des processus catachromasiques. Nous envisagerons successivement ce qui se passe dans les gros chromosomes, puis dans les chromosomes grêles et les petits chromosomes. Il nous faut faire avant tout une remarque préliminaire. J'ai déjà insinué et je démontrerai bientôt (chapitre II) que les diverses modalités d'évolution chromosomique constituent les termes d'une série graduelle. Aussi doit-on admettre que les phénomènes possèdent, dans ces divers types, une portée essentielle. On est donc autorisé à éclairer l'interprétation de l'une des modalités par des données empruntées aux autres.

I. Type des chromosomes « alvéolisés ».

Rappelons que les gros chromosomes, comme ceux de l'*Hymenophyllum tunbridgense* ou des chromosomes de plus faible calibre, comme en partie ceux du *Blechnum occidentale*, ne gardent pas, à la télophase, une

structure homogène. Dans le premier type, ils offrent l'*aspect de bandes pourvues d'alvéoles*, alvéoles de dimensions variables, délimités par des travées transversales et latérales d'épaisseur inégale. Dans le second, nous avons constaté aussi des alvéoles, mais plus étroits, affectant presque toujours une forme plus allongée, et dont les parois sont aussi tantôt minces, tantôt plus épaisses. Il nous faut maintenant rechercher quelle est la véritable signification de ces aspects.

Nous sommes en présence des thèses suivantes :

- 1° scission en granules ;
- 2° spiralisation ;
- 3° division longitudinale ;
- 4° alvéolisation.

Nous pouvons écarter *de plano* la première interprétation. C'est certainement comme conséquence d'une schématisation, GRÉGOIRE (1906) l'a bien fait ressortir, que M^{lle} MERRIMAN (1904) l'a proposée pour l'*Allium Cepa*. Ni dans les *Hymenophyllum*, ni dans le *Leptopteris superba* ou les *Osmunda*, ni même dans l'*Allium Cepa*, je n'ai observé une scission chromosomique en groupes quaternes de granules disposés selon des séries longitudinales ; j'y ai toujours vu des bandes dans lesquelles les travées alvéolaires sont épaissies fort irrégulièrement, et s'il est vrai que ces bandes présentent quelquefois vers la fin de la télophase par exemple, FIG. 10 (*Hymenophyllum tunbridgense*), ou encore à l'interphase, FIG. 12, 13, même espèce, des amas plus marqués aux angles des mailles, il est néanmoins facile de se rendre compte combien la condensation de la substance chromosomique est loin d'offrir partout cette régularité.

2. Je ne puis non plus interpréter les images que j'ai observées chez les Filicinées, — et il en est de même de celles que m'ont offertes l'*Allium Cepa* et les autres Phanérogames dont les chromosomes ne demeurent pas homogènes à la télophase, — comme montrant une spiralisation de l'élément chromosomique, ainsi que le décrit M^{lle} BONNEVIE pour l'*Allium Cepa* en particulier. On peut tout au plus dire que parfois les parties de la trame alvéolaire (parois ou travées) qui demeurent plus épaisses et plus chromatiques se présentent, sur une courte portion de la bande, disposées de telle façon qu'elles *dessinent des fragments de spirale*. Cependant il semble que, dans certains cas, grâce à la disparition partielle de parois des mailles, des tronçons de bandes se transforment en cordons courant en zigzag et subissent ainsi dès la télophase le processus qui normalement n'apparaît qu'à la

prophase. J'ai mentionné ce fait à propos du *Trichomanes radicans*, mais ne suis pas sûr que le phénomène de « spiralisation » atteigne son terme dès la télophase et qu'il y ait, à cette période, plus qu'une tendance ; en tous cas, et ceci est important, la naissance d'une « spirale » *serait postérieure au stade des bandes alvéolisées*, tandis que M^{lle} BONNEVIE nie l'existence de ces bandes et admet une transformation directe du chromosome anaphasique en une spirale.

3. L'interprétation émise en 1898 par HOF, puis reprise par LUNDEGÅRDH et quelques auteurs (en particulier M^{lle} FRASER et SNELL, DEHORNE, VON SCHUSTOW, REED, M^{lle} DIGBY), admettant une division longitudinale, paraît, à première vue et si l'on s'en tient aux aspects télophasiques, plus plausible que les précédentes (1). Il y a bien en effet une certaine analogie entre les alvéoles qui se produisent à ce moment et ceux qui se montrent plus tard dans les filaments chromosomiques en dédoublement ; mais cette assertion est également fautive, car nous avons vu, et j'y reviendrai plus longuement tout à l'heure, que si les bandes chromosomiques possèdent une structure paraissant double à un certain moment de l'évolution du noyau prophasique, elles donnent ensuite naissance à de longs filaments d'allure en zigzag qui sont de structure *absolument simple*, ce dernier stade *précédant toujours celui de la division*.

J'ai pu me rendre compte combien les aspects figurés par HOF pour l'*Ephedra major* étaient loin de correspondre à la réalité. Cet auteur représente des filaments parallèles portant des granules qui se correspondent d'un filament à l'autre avec une régularité parfaite ; c'est ce qu'il considère comme division longitudinale. J'ai reproduit une figure d'*Ephedra fragilis*, FIG. 256, montrant un stade évidemment identique à celui de la fig. 9 donnée par HOF. La comparaison que l'on pourra faire des deux dessins montrera bien la fantaisie de l'un et la scrupuleuse exactitude de l'autre. HOF n'avait pas vu sans doute le début de l'« alvéolisation » des chromosomes, dont je donne également des aspects, FIG. 255. Ils sont identiques à ceux offerts par les *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, *Osmunda*, *Alisma*, *Galtonia*, *Allium*, *Epimedium* (2), etc.

4. Des diverses interprétations qui ont été proposées, il ne nous reste plus que celle de l'*alvéolisation* pour expliquer les aspects observés, et, de

(1) Nous raisonnons en ce moment en admettant l'*autonomie des chromosomes*, comme l'admet du reste LUNDEGÅRDH. Nous discuterons plus loin cette thèse et montrerons qu'elle est réellement exacte.

(2) *E. pinnatum* FISCH., d'après mes recherches personnelles.

fait, une fois les autres hypothèses rejetées, il semble bien que la thèse d'une alvéolisation soit la seule possible. Pour nous, les phénomènes se passent entièrement chez les Filicinées appartenant aux types de l'*Hymenophyllum tunbridgense* ou du *Blechnum occidentale*¹, dans ce dernier, pour ce qui est des chromosomes qui ne restent pas des éléments simples, -- comme ceux si bien décrits par GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904) dans le *Trillium grandiflorum* et GRÉGOIRE (1906) dans les *Allium*; aucun doute ne peut subsister à cet égard, malgré les dires de DEHORNE (1911), qui prétend que « cette idée de l'alvéolisation est plus prudente que pénétrante ».

GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904) émettaient au sujet de l'origine des alvéoles chromosomiques les deux hypothèses suivantes qu'ils n'ont pas été à même de pouvoir vérifier : ils proviendraient d'une transformation partielle de la substance chromosomique, ou bien de l'imbibition des chromosomes par l'enchylème nucléaire.

En ce qui me concerne, je crois que l'alvéolisation des chromosomes⁽¹⁾ n'est pas un phénomène passif produit sous l'influence d'une imbibition par l'enchylème nucléaire, car on doit faire remarquer que le processus d'alvéolisation paraît débiter par la portion centrale du chromosome (cf. FIG. 4, relative à l'*Hymenophyllum tunbridgense*), tandis que, si cette hypothèse était exacte, on devrait précisément observer le contraire. C'est essentiellement une sorte de *dislocation partielle*, une *dispersion* de la substance qui se trouve devoir être répartie d'une façon inégale surtout sur les bords et selon des lignes délimitant des aires claires. Cette alvéolisation, ou mieux, ainsi que je viens de le définir, cette répartition de la substance chromosomique en parois d'alvéoles, se produit toujours dans les gros chromosomes; dans ceux de calibre plus faible, elle peut aussi avoir lieu, je le mentionnais tout à l'heure, mais elle est naturellement moins prononcée; d'autre part, dans les éléments encore plus petits, il est presque impossible qu'elle se manifeste. Cependant nous avons vu que l'on peut observer une *tendance* de quelques chromosomes à s'alvéoliser. Cela prouve bien que *l'alvéolisation et la non alvéolisation ne constituent pas des modalités tranchées, mais bien des degrés d'un processus unique, la catachromase ou dispersion chromosomique*.

Doit-on considérer les espaces situés entre les parois alvéolaires comme représentant une *partie* d'un *substratum achromatophile* du chromosome ou bien comme contenant un *liquide* qui aurait été *sécrété* par le chromosome, au fur et à mesure que s'effectue la rétraction entraînant la dispersion de la

(1) Le phénomène d'alvéolisation n'est pas particulier à la cinèse somatique car il a été décrit également chez plusieurs espèces à la télophase de l'hétérotypie et de l'homéotypie.

substance chromosomique en parois d'alvéoles et pour combler le vide ainsi formé? Il nous est tout à fait impossible de répondre à ces questions.

L'étude de l'alvéolisation nous entraîne incidemment à rechercher quelle est l'origine de l'enchylème nucléaire dans lequel baignent les éléments chromosomiques lors de la reconstitution du jeune noyau-fille, d'autant plus que cette origine serait intimement liée, d'après certains auteurs, à celle de la formation des alvéoles.

Selon GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904), l'enchylème nucléaire serait constitué ou bien par le liquide des vacuoles, déversé au dehors (1), ou bien par l'ancien suc nucléaire ou même par de l'enchylème cytoplasmique en admettant, pour ces deux derniers cas, que la vacuolisation soit une conséquence de l'imbibition des chromosomes.

Pour ma part, il n'est pas douteux que le contenu des alvéoles, — en supposant qu'il s'agisse d'un liquide et non d'une partie achromatique du chromosome, — n'est pas l'origine de l'enchylème nucléaire, puisque, dans les cas de chromosomes non alvéolisés, ce dernier existe également. Il y a tout lieu de penser que l'enchylème nucléaire provient, non pas de l'enchylème cytoplasmique, mais de celui de l'ancien noyau. En effet, les chromosomes lorsqu'ils arrivent au pôle, s'ils sont sur certains points en contact avec le cytoplasme, plongent en grande partie dans le fuseau. Ce fuseau, je l'ai déjà dit, paraît être une modification de l'enchylème nucléaire et il est très vraisemblable qu'entre les lamelles fusoriales existe de l'enchylème non modifié. Or, il est probable que c'est ce dernier liquide qui concourt, tout au moins au début, à la formation du nouveau suc nucléaire; il s'infiltre pour ainsi dire entre les chromosomes et les oblige à s'écarter. Comment s'accroît ce liquide au fur et à mesure que le noyau grossit? Très probablement par un apport externe, le liquide cytoplasmique, qui augmente sous l'influence de la nutrition générale de l'organisme, pénétrant par osmose à travers la membrane nucléaire (2). Il se produit peut-être aussi une sécrétion

(1) Cette assertion est reproduite par GRÉGOIRE, en 1906, à propos des *Allium*.

(2) La membrane nucléaire, qui apparaît bien distincte lors de l'écartement des chromosomes au sein de l'enchylème, a sans doute pour origine une condensation de la couche cytoplasmique située à la périphérie de la vacuole nucléaire, ainsi que l'ont mentionné STRASBURGER, GRÉGOIRE et WYGAERTS. Elle acquiert presque aussitôt une résistance notable. Il m'a été donné d'observer ce fait avec évidence dans une préparation d'*Hymenophyllum tunbridgense*, FIG. 5, où le cytoplasme avait été déchiré autour du noyau et où la membrane était restée, malgré cela, intacte, bien visiblement tendue en certains points entre les extrémités chromosomiques et prenant une forme légèrement bombée du côté externe, ceci sous l'influence de la pression de l'enchylème nucléaire.

Cette constatation est d'autre part un argument irréfutable en faveur de la réalité d'une membrane limitante, contrairement aux dires de SHEPPARD (1913), qui en nie l'existence et prétend que c'est une illusion d'optique due au contact étroit des filaments nucléaires avec le réticulum cytoplasmique. REED, lui aussi (1914), n'a pu, dans l'*Allium Cepa*, en démontrer la présence comme entité distincte.

chromosomique, mais il nous paraît impossible de s'en assurer d'une façon effective.

Après cette digression, revenons encore à l'alvéolisation des chromosomes pour en indiquer le début; il nous faudra pour cela remonter à l'anaphase. Nous verrons que les premiers indices du processus ont été interprétés de façons diverses par les auteurs. Nous avons indiqué que dans quelques espèces, comme l'*Hymenophyllum tunbridgense*, certains chromosomes, au moment où ils vont atteindre les pôles, ne se présentent pas avec une structure homogène, mais qu'au contraire leur axe est occupé par une zone un peu plus claire. Ces aspects (et peut-être ceux de la ligne brillante, due à une illusion d'optique, dont j'ai parlé précédemment) ont été considérés dans diverses espèces, en particulier l'*Allium Cepa* (LUNDEGÅRDH, 1910, 1912; REED, 1914), les *Endymion nutans*, *Galtonia candicans*, *Hyacinthus orientalis* (GRANIER et BOULE, 1911^A), *Impatiens glanduligera* (GRANIER et BOULE, 1911^B), comme un véritable clivage longitudinal du chromosome, clivage qui, je le rappelle, n'aurait son effet qu'à l'anaphase de la cinèse subséquente. Une telle interprétation est tout à fait inexacte, puisque nous savons maintenant d'une façon certaine, — et nous y reviendrons bientôt, — que le clivage longitudinal est d'origine prophasique. L'alvéolisation, qui débute la plupart du temps lorsque le noyau-fille s'est reformé, peut se produire parfois au tassement polaire, comme je l'ai signalé dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, FIG. 4, et le *Leptopteris superba*, FIG. 46. Jamais cependant, chez les Filicinées que j'ai étudiées, elle ne commence aussi tôt que dans certaines espèces, telles que les *Trillium grandiflorum* (GRÉGOIRE et WYGAERTS, 1904), *Podophyllum peltatum* (OVERTON, 1909^B et 1911), *Paris quadrifolia* (BOLLES LEE, 1913), où les chromosomes-filles peuvent offrir des alvéoles dès la métaphase.

L'assertion de M^{lle} MERRIMAN (1904), à savoir que les chromosomes anaphasiques présentent une structure tubuleuse donnant naissance à une série de tétrades, nettement visibles sur des sections transversales, et celle de M^{lle} BONNEVIE (1908), qui inversement prétend que cette structure en tétrades est antérieure et que les chromosomes par la suite deviennent tubuleux, ne se sont pas trouvées confirmées par mes observations sur les Filicinées et sur l'*Allium Cepa* lui-même. Une structure « tétradique » peut se présenter si la coupe transversale d'un chromosome alvéolisé intéresse un endroit où la substance chromosomique est ramassée suivant quatre tractus opposés deux à deux et reliés par des parties plus minces. Cette disposition

se voit à la télophase, je l'ai observée plusieurs fois, mais jamais cependant à l'anaphase; il est néanmoins fort possible qu'on la rencontre dès cette dernière période dans des espèces où l'alvéolisation est précoce. En tous cas, ce n'est là qu'une modalité du phénomène d'alvéolisation, qui, nous le savons, procède fort irrégulièrement, et ceci dans un même chromosome; elle ne constitue qu'une exception et ne peut être donnée comme mode essentiel de processus.

5. L'évolution des bandes alvéolisées vers l'interphase comporte, ainsi que je l'ai indiqué, un allongement, une répartition un peu plus régulière de la substance chromosomique et, comme conséquence de l'étirement, l'apparition d'une structure moniliforme dans leurs marges. M^{elle} DIGBY nous paraît avoir faussement interprété la structure moniliforme : selon l'auteur, aussi bien dans le *Galtonia candicans* (1910) que dans l'*Osmunda regalis* var. *palustris* (1919), les « moitiés longitudinales » chromosomiques se résolvent en granules qui à leur tour se désagrègent en corpuscules de plus en plus petits. Nous n'avons jamais vu les portions marginales des bandes se couper ainsi en granules : si elles apparaissent comme granuleuses en certains points, les granules font absolument corps avec les filaments et n'en sont que des parties plus épaissies et plus chromatophiles. Nous n'avons *a fortiori* rien observé qui pût passer pour une désagrégation progressive de granules. Ce n'est que dans des préparations assez décolorées que l'on pourrait seulement prendre pour des granules isolés les parties plus épaissies des filaments et avoir l'impression que ceux-ci, d'abord homogènes, se seraient segmentés en corpuscules.

M^{elle} DIGBY (1910, 1919) considère que les moitiés longitudinales des chromosomes, — pour nous les deux marges des bandes alvéolisées, — se séparent plus ou moins largement vers la fin de la télophase, pour aboutir ainsi à la structure interphasique. Disons que les dessins de l'auteur relatifs à l'*Osmunda regalis* var. *palustris* ne sont nullement convaincants et que seules les fig. 5 et 6 du schéma qu'elle donne comportent un écartement des « moitiés » chromosomiques. S'il est presque toujours impossible de discerner dans le noyau interphasique tous les alignements correspondant aux bandes, cela ne veut pas dire qu'il se soit produit un écartement des portions marginales assez notable pour donner lieu à deux filaments autonomes et aussi divergents que le montrent les fig. 5 et 6 du schéma précité. Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer à propos du *Leptopteris* et des *Osmunda*, les bandes que l'on observe à l'interphase dans les fonds de noyaux ou dans des

parties qui ont été déchirées sont fort claires, FIG. 50 et 51, *Leptopteris superba* FIG. 61, *Osmunda cinnamomea*, et nous voyons très nettement que leurs bords ne sont pas plus éloignés l'un de l'autre qu'aux stades antérieurs; je crois même que dans la majorité des cas les bandes sont *plus étroites*; ce fait s'explique aisément, car il est tout à fait logique d'admettre que les bandes en s'allongeant perdent de leur largeur.

Si l'on n'observe pas toujours clairement la correspondance de portions plus ou moins parallèles de chaque bord des bandes, cela tient surtout à deux causes : 1° au grand nombre de chromosomes, dans les espèces telles que les *Osmunda*, ce qui rend les figures fort embrouillées; 2° à la « chromaticité » assez faible que présentent les parties internodales.

II. Type des chromosomes non alvéolisés.

Dans les espèces dont le *Pteris cretica* est le type, nous constatons un processus catachromasique beaucoup moins compliqué que dans celles de la catégorie précédente, les chromosomes ne subissant aucun phénomène d'alvéolisation, mais seulement une sorte d'étirement de leur substance, d'où résulte une structure un peu moniliforme. Les parties plus épaissies et plus fortement colorées sont de répartition irrégulière; elles font du reste tout à fait corps avec le filament. Ce n'est que dans des préparations peu colorées, comme je l'ai dit pour les Filicinées à chromosomes alvéolisés, que l'on pourrait interpréter les aspects observés comme consécutifs à un processus de « segmentation transversale » des chromosomes. M^{elle} DIGBY, en particulier, a décrit une telle segmentation chez les *Primula* (1912), puis chez le *Crepis virens* (1914). La figure relative au *Primula Kewensis* (fig. 2, « late telophase or resting stage ») donnée par M^{elle} DIGBY ne me semble guère démonstrative et je dois ajouter, pour ce qui est du *Crepis virens*, que DE SMET (1914) ne mentionne pas chez cette espèce une scission en granules des chromosomes.

Les *Azolla caroliniana* et *Salvinia* nous ont offert un type de catachromase encore plus simplifié que celui du *Pteris cretica*. Dans ces espèces, nous n'assistons en effet qu'à un éloignement les uns des autres des petits corps chromosomiques avec un léger processus anastomotique entre eux, ainsi qu'un faible raccourcissement.

Il nous faut revenir sur les phénomènes qui se produisent dans les chromosomes grêles et voir comment ils peuvent se raccorder à ceux que nous avons constatés dans les chromosomes de gros calibre.

Nous avons employé tout à l'heure l'expression d'*étirement*; nous devons analyser de plus près ce phénomène. De bâtonnets homogènes et à calibre égal nous passons, durant l'évolution télophasique, à des éléments *plus allongés* et de *structure moniliforme*. C'est là évidemment un cas de la dispersion chromosomique qui caractérise la période de télophase. On peut dire que la dispersion se produit *longitudinalement* (car nous laisserons de côté la dispersion latérale suivant des tractus anastomotiques). Dans les espèces à gros chromosomes, la dispersion de la substance chromosomique se fait d'une façon plus irrégulière, également suivant la longueur, mais aussi transversalement, de telle sorte que le chromosome, nous le savons, se trouve partagé en une série d'alvéoles. Mais là aussi, il y a une *tendance* à une « *filamentisation* » et l'on peut dire que les *filaments de la prophase se préparent dès la télophase*. D'un côté (type à chromosomes grêles non alvéolisés), nous avons des filaments moniliformes, qui, à la prophase, deviendront des cordons également calibrés, et d'un autre côté des bandes alvéolisées à parties plus chromatiques dessinant souvent des zigzags ou se montrant avec des points plus épaissis qui simulent des granules, soit le prélude des filaments zigzagant de la prophase. Nous pensons donc, *malgré l'impression contraire que l'on peut avoir tout d'abord*, que M^{lle} BONNEVIE a interprété d'une façon plus exacte les aspects d'alvéolisation (schématisés par elle, cela est certain) que ne l'ont fait LUNDEGÅRDH ou M^{lle} DIGBY, qui y voient ceux d'une division longitudinale.

Avant d'aborder l'étude des anastomoses qui relient les différents éléments chromosomiques, je voudrais revenir sur la très curieuse particularité que présente le *X Polypodium Schneideri*. Nous avons vu que dans cette plante les éléments chromosomiques sont les uns des filaments grêles et moniliformes, les autres des cordons épais et de calibre à peu près régulier, FIG. 124, 125, 126 : interphase. Aucun cas de semblable dimorphisme n'a, je crois, encore été signalé. Un certain nombre de végétaux cependant possèdent, on le sait, des chromosomes dimorphes. L'exemple le plus typique est celui des *Yucca*, étudiés par CLEMENS MÜLLER (1909) et BONNET (1911^A). Dans ces Liliacées, les chromosomes se montrent à l'état définitif sous deux aspects : d'une part sous forme de bâtonnets allongés ou de massues assez volumineuses, au nombre de dix, ce sont les *mégachromosomes*, d'autre part sous forme de petits corps plus ou moins sphériques ou ovoïdes, les *microchromosomes*, au nombre d'une quarantaine. Ces deux sortes de chromosomes existent durant toute la cinèse et, dès le début de la prophase, on

distingue déjà des filaments qui s'épaissiront et se raccourciront peu à peu pour donner les mégachromosomes et des granulations qui deviendront les microchromosomes.

Le dimorphisme offert par le $\times$ *Polypodium Schneideri* est bien différent de celui des *Yucca*, puisqu'il n'affecte les éléments chromosomiques que pendant une assez courte durée de leur évolution, qu'il n'apparaît qu'à la télophase, qu'il est impossible de reconnaître une dissemblance quelconque entre les chromosomes définitifs réunis en plaque équatoriale.

Le $\times$ *Polypodium Schneideri* étant d'origine hybride, on pourrait s'attendre à trouver là l'indice d'une différence entre les chromosomes des deux parents. Cependant, dans les noyaux télophasiques du *Polypodium aureum*, FIG. 104, d'une part, et du *P. vulgare* forma *cornubiense*, FIG. 123, d'autre part, les éléments chromosomiques possèdent la même apparence étirée et moniliforme. Néanmoins, dans le $\times$ *P. Schneideri*, les gros cordons sont en bien plus petit nombre que les filaments grêles et l'on pourrait songer que les chromosomes du *P. aureum* correspondent aux premiers, cette espèce ayant apporté seulement un contingent de 36 chromosomes lors de l'union des gamètes, tandis que celui du *P. vulgare* est de beaucoup supérieur.

Dans cette hypothèse, il faudrait admettre alors que les chromosomes du *P. aureum*, transportés dans un milieu qui n'est pas le leur, subissent de ce fait une évolution spéciale, un processus de catachromase différent de celui qu'ils présentent dans leurs propres noyaux. L'étude d'autres hybrides montrerait peut-être des faits de cette nature, nous ne saurions trop la recommander pour pouvoir étayer notre hypothèse sur d'autres preuves. Je dois dire que l'examen du $\times$ *Dryopteris subalpina*, considéré comme hybride des *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* et *spinulosa* subsp. *dilatata*, ne m'a révélé aucune particularité dans le genre de celle du $\times$ *Polypodium Schneideri*.

§ III. Mode de formation et rôle des anastomoses.

Jusqu'à présent, je n'ai envisagé qu'une partie des transformations catachromasiques que subissent les chromosomes, les transformations centrales, pourrais-je dire; il me reste encore à considérer celles qui sont marginales, la formation des anastomoses.

J'ai indiqué brièvement, lors de la description des phénomènes de la catachromase dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, que les anastomoses

unissant les diverses bandes chromosomiques alvéolisées partent presque toujours de points saillants, plus épaissis aux marges des bandes; je voudrais en reparler avec plus de détails. Ce fait, que j'ai bien observé également dans plusieurs autres espèces, prouve à n'en pas douter que ces anastomoses, comme l'ont fait remarquer, dans le *Trillium grandiflorum*, GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903-1904), sont dues à l'accolement, dans plusieurs points de leurs parois, des chromosomes voisins, pressés les uns contre les autres par suite du tassement polaire. La substance des chromosomes étant gélatineuse et visqueuse et leur surface n'étant pas absolument régulière, il se produit, au moment où ils sont écartés les uns des autres, des tractus entre les points qui se trouvaient en contact. Ces tractus anastomotiques sont minces dans leur partie médiane et leurs extrémités adhérentes aux chromosomes sont épaissies. Une goutte de gomme, placée entre le pouce et l'index que l'on écarte légèrement, donne parfaitement une idée du processus. La production des anastomoses ne serait donc pas un phénomène actif, mais bien un phénomène passif, dû à la viscosité des chromosomes. Elle n'a pas lieu non plus comme la réunion d'une stalactite à une stalagmite; il faut qu'il y ait eu contact, puis étirement. La thèse d'une sorte d'émission pseudopodique, ainsi que l'a décrite BOVERI (1904), paraît assez peu fondée.

Plusieurs auteurs, en particulier STRASBURGER (1905), DEHORNE (1911), CLEMENS MÜLLER (1912), SHARP (1914^A), nous l'avons déjà vu, pensent que concurremment à la formation par étirement, il se constitue des anastomoses suivant le mode indiqué par BOVERI. Un seul fait militerait en faveur de cette idée, c'est que les anastomoses paraissent plus nombreuses à la fin de la télophase que dans ses premiers stades et on pourrait se demander si, *secondairement*, il ne se produit pas de connexions entre les chromosomes déjà écartés. Je ne le crois pas; les aspects sont dus seulement à ce que la répartition de la substance chromosomique est plus régulière et que l'on peut souvent prendre pour des anastomoses, dans le cas de bandes alvéolisées, les tractus des bandes elles-mêmes. Ainsi que nous l'avons vu, la formation des anastomoses entre chromosomes n'est qu'une conséquence de la nature visqueuse de la substance dont ils sont formés.

Il découle de cela que le processus anastomotique, processus, je le répète encore, absolument passif, ne joue aucun rôle au point de vue cinétique et même ne doit nullement contribuer à l'alvéolisation des chromosomes. Je me range à ce sujet à l'opinion de SAKAMURA (1914) qui, contrairement à celle émise par M^{elle} FRASER et SNELL, est d'avis que les anastomoses ne sont

pour rien dans l'alvéolisation. D'abord, faisons le remarquer, ce dernier phénomène se produit assez souvent avant que les cordons chromosomiques ne soient anastomosés, d'autre part la traction que les anastomoses peuvent imprimer aux bords des chromosomes est bien insuffisante étant donnée leur nature, et enfin dans beaucoup d'espèces où il n'existe pas d'alvéolisation les chromosomes sont cependant reliés par des anastomoses.

On sait qu'OVERTON (1909^B) niait, pour le cas du *Podophyllum peltatum*, l'existence, dans les noyaux bien fixés, d'anastomoses entre les bandes alvéolisées, prétendant que ces bandes très larges ne font, la plupart du temps, que se toucher latéralement. Je n'ai pu vérifier cette assertion dans aucune Filicinée ni dans aucune Phanérogame que j'ai étudiées (1); partout les chromosomes alvéolisés se sont montrés plus ou moins anastomosés.

§ VI. Le noyau interphasique et quiescent.

Dans les noyaux méristématiques, les processus de catachromase se poursuivent pour ainsi dire jusqu'au moment où les chromosomes entreront dans la période de reconstitution ou anachromase. La plupart du temps, sans doute, il n'y a pas de stade pendant lequel l'élément chromosomique demeure invariable, ou tout au moins ce stade est de courte durée. Mais il en est autrement dans les noyaux des régions sous-méristématiques, qui, s'ils sont appelés à se diviser, ne le feront qu'après un temps plus ou moins long de *repos caryocinétique* (qui ne veut pas signifier *repos nucléaire*) ou dans les noyaux des tissus adultes qui ne se diviseront plus.

Comme je le disais au début de ce mémoire, il est nécessaire de distinguer, avec LUNDEGÅRDH (1912) et SHARP (1914^A), les noyaux *interphasiques*, soit ceux des régions méristématiques, et les noyaux *quiescents*, soit ceux dont l'activité caryocinétique est fort ralentie ou nulle.

Dans les noyaux des tissus se trouvant en évolution cinétique active, les phénomènes qui débutent peu après le tassement polaire évoluent pour ainsi dire sans interruption jusqu'à ce que le chromosome tende à se reformer et les noyaux interphasiques ne présentent qu'un stade avancé de la catachromase, ou mieux le point culminant des transformations chromosomiques marquant le moment où les processus vont s'invertir.

Quant aux noyaux réellement quiescents, il est évidemment souvent très difficile, pour ne pas dire impossible, de les distinguer, au début, de

(1) En particulier dans l'*Epimedium pinnatum*, plante de la même famille que le *Podophyllum*.

ceux qui continuent à évoluer. Dans quelques cas cependant, surtout lorsqu'il s'agit d'éléments alvéolisés, on constate que les bandes sont bien plus défaites encore que dans les noyaux interphasiques, et souvent même on n'arrive que très difficilement à les discerner, par exemple dans les noyaux foliaires de l'*Hymenophyllum tunbridgense*.

Nous n'envisagerons ici que les noyaux interphasiques.

1. Dans le cas de *chromosomes alvéolisés*, la dispersion se poursuit jusqu'à produire l'aspect d'une sorte de structure réticulée, ou mieux d'un ensemble de filaments plus ou moins sinueux montrant un certain nombre d'alignements doubles. Non seulement chaque « filament » est, nous le savons, relié à son congénère par des travées plus ou moins épaissies, mais encore les diverses bandes constituées par chaque paire sont finement anastomosées entre elles. Il faut noter dès maintenant que la présence de bandes alvéolisées dans les noyaux interphasiques, bandes dont cependant l'aspect s'est un peu modifié et embrouillé, est une preuve positive de la conservation de l'autonomie des unités chromosomiques entre deux cinèses.

Je n'ai en aucun cas observé une structure comparable à celle décrite par BOLLES LEE (1913), c'est-à-dire cet ensemble de filaments longs et spiralés auquel il a donné le nom de *Spiro nema* et qu'il aurait constaté dans les cinèses post-maturatives du *Paris quadrifolia*.

Que l'on me permette quelques remarques à propos de l'étude de BOLLES LEE. Les stades considérés par ce cytologiste comme appartenant au repos, repos particulier qu'il nomme *Spirophase*, ne sont vraisemblablement, à mon avis, que des stades de *noyaux en prophase*.

Les arguments invoqués par lui en vue de démontrer que les phases décrites correspondent bien au repos sont les suivantes :

1. « Ces images montrent un accroissement progressif très grand de l'élément nucléinien, qui de la fig. 8 à la fig. 15 a certainement à peu près doublé de volume ».

L'accroissement se comprend mieux encore si les stades sont d'une part la *télophase*, fig. 8, et d'autre part le *stade prophasique des filaments en zigzag*, fig. 15, de même que les fig. 12, 13^{bis} et 14.

2. « De plus, dit-il, — et ceci me paraît finalement décisif, — le stade des fig. 11 à 15 ne se rencontre pas seulement dans les noyaux de la première génération nucléaire postmaturative (qui est celle que nous étudions principalement ici), mais aussi dans les noyaux végétatifs issus de la division de ces noyaux, fig. 38, et dans les noyaux de la dernière génération cellu-

laire du tapétum, fig. 39. Or, ces noyaux *ne se divisent plus*; en conséquence, il est impossible d'attribuer à ce stade dans ces noyaux la signification d'une prophase.

Je ferai remarquer que ces dernières considérations ne me paraissent *nullement décisives*; le noyau végétatif peut très bien avoir une tendance à se diviser et présenter, par exemple, une bonne partie de la prophase. On a signalé quelques cas de division du noyau végétatif dans les *Lilium tigrinum* et *auratum* (CHAMBERLAIN, 1897), *Eichhornia crassipes* (SMITH, 1898), *Hemerocallis fulva* (FULLMER, 1899), *Asclepias tuberosa* (FRYE, 1901), mais on n'a guère suivi l'évolution du phénomène. Les noyaux des cellules tapétales, abondamment nourries, peuvent aussi avoir une tendance très manifeste à la division. Si, la plupart du temps, on observe des cellules à quatre noyaux qui ne paraissent plus se diviser mitotiquement, par contre BONNET (1912) a constaté dans le *Fuchsia* une segmentation en chromosomes dans les quatre noyaux, et BEER (1905) a vu dans les *Oenothera biennis* et *longiflora*, au moment où la première paroi du grain de pollen était formée, des noyaux en prophase, mais il n'a pas trouvé de stades ultérieurs. De semblables cas pourraient donc fort bien se produire dans le *Paris quadrifolia*. En reprenant l'étude de la caryocinèse somatique de cette espèce, dans un organe plus favorable, le méristème radicaire par exemple, il y a tout lieu de penser que l'on trouvera le véritable « stade quiescent », qui ne doit pas différer comme constitution de ce que l'on observe pour les *Trillium*, *Allium*, *Hymenophyllum*, *Leptopteris*, *Osmunda*, etc.

2. Dans les types à *chromosomes grêles et non alvéolisés*, les figures interphasiques offrent une grande analogie avec celles des stades antérieurs de la télophase; cependant la structure devient un peu moins analysable, par suite d'une répartition plus égale de la substance chromatique sur les différents tractus. L'aspect du noyau a, malgré tout, une ressemblance assez sensible avec celui des noyaux pourvus de bandes alvéolisées; on y voit fréquemment en effet certaines figures de dualités, des « fausses bandes », comme je les ai appelées, provenant du parallélisme présenté par les chromosomes lorsqu'ils commencent à évoluer à la télophase. Là encore, il n'y a pas de *réseau* uniforme, mais, si l'on veut, une disposition réticulée avec lignes maîtresses formées par les corps chromosomiques, naturellement plus épais que les anastomoses qui les relie. La structure en réseau si régulier, avec granules chromatiques aux points d'intersection des mailles, telle que la figure HOF (1998) pour le *Pteris gigantea*, en particulier, n'est qu'une sché-

matiation des aspects observés; on pourra facilement s'en rendre compte en comparant les dessins que je donne pour le *Pteris cretica*, FIG. 78 et 79, avec ceux du cytologiste allemand.

Dans quelques espèces, comme les *Marsilea quadrifolia*, FIG. 133, et *Drummondii*, le *Pilularia globulifera*, FIG. 137, les filaments chromosomiques, au stade d'interphase, sont, nous l'avons vu, d'une teinte très pâle et par suite fort peu apparents, car ce ne sont que les parties plus condensées qui retiennent plus fortement le colorant.

3. Dans les espèces à *petits chromosomes* (*Azolla caroliniana*, *Salvinia auriculata*, *S. natans*), les éléments chromosomiques des noyaux en interphase ne se présentent guère différemment de ceux que l'on constate à la télophase. Chez l'*Azolla*, on observe nettement deux types de noyaux, les uns appartenant en général aux cellules du dermatogène et du calyptrigène avec corpuscules chromosomiques fortement colorés et distinctement anastomosés, FIG. 152, 153, 154, 155, les autres se rencontrant plus spécialement dans le périblème et dans le plérome FIG. 150, 151, 152, 153, où ils demeurent au contraire très pâles avec anastomoses non ou à peine visibles. Quand on constate cette différence d'aspect des noyaux, il pourrait venir à l'idée que la cause en soit due à un artifice de fixation et que seuls les noyaux externes seraient bien fixés. Disons tout de suite que si cette hypothèse semble quelque peu plausible à un premier examen, elle ne peut se soutenir par la suite. Les résultats se montrent en effet absolument identiques dans toutes les préparations de matériel soumis à des fixations d'une durée différente, par exemple, 7, 14, 24 heures. Il n'y a aucun doute qu'au bout de 24 heures la fixation ne soit complète pour les très petites racines de cette espèce dont le diamètre ne dépasse pas un demi-millimètre. Du reste, si on emploie un liquide offrant une pénétration peut-être plus rapide que ne l'est la solution de BENDA, par exemple la solution forte de FLEMMING, la dissemblance constatée entre les divers noyaux existe encore.

Il est tout naturel de penser que ce phénomène est en rapport avec le développement plus ou moins grand de l'élément nucléolaire. Nous avons vu en effet que, dans les noyaux où l'élément chromosomique est peu coloré, le nucléole est très gros, tandis que dans ceux où il prend fortement le colorant, le nucléole se trouve très réduit. Ajoutons que l'on trouve tous les passages entre ces deux types de noyaux. Ce fait, joint à la constance des aspects observés, permet d'établir, je crois, d'une façon indiscutable qu'il existe un *rapport inverse entre la « chromaticité » de l'élément chromosomique et le volume de la masse nucléolaire.*

Cette particularité de structure offerte par l'*Azolla caroliniana* est tout à fait en désaccord avec la thèse développée par CHAMPY (1913), à savoir qu'au centre des préparations le suc nucléaire, normalement homogène, a été précipité sous forme d'un réseau qui a englobé des grains de chromatine, tandis qu'à la périphérie on observe un suc nucléaire homogène dans lequel plongent de fines granulations chromatiques (peut-être dues elles aussi, pour une part au moins, à une précipitation par le fixateur). Dans l'*Azolla*, c'est tout le contraire : les noyaux externes (dermatogène et calyptrogène) montrent nettement que les corpuscules chromatiques ne sont pas isolés, mais bien anastomosés, tandis que dans les noyaux centraux, à éléments peu chromatophiles, les anastomoses, ne retenant pas ou à peine le colorant, paraissent absentes.

Quant à envisager les corpuscules comme dus, en partie, à une précipitation sous l'influence du fixateur, il est impossible de le soutenir, d'après nos observations concernant les stades antérieurs.

J'ai déjà indiqué, au cours de la partie descriptive, que, dans les noyaux interphasiques, les éléments chromosomiques ne laissent pas autour des nucléoles d'espace libre appréciable. J'ai pu me convaincre que le cas contraire se présente seulement dans les noyaux mal fixés, ceci tant chez les Filicinées que chez les Phanérogames. Si j'avais décrit en 1912 des lacunes périnucléolaires dans plusieurs espèces de Polypodiacées, c'était par suite de l'emploi d'un liquide fixateur défectueux, la « medium chromo-acetic solution » préconisée par CHAMBERLAIN. L'action des fixateurs dans la formation de ces lacunes, niée par ZIMMERMANN (1896), a été incriminée en particulier par DEBSKI (1897) et par DANGEARD (1902), puis pour des Phanérogames par STRASBURGER (1905), par SHARP (1914^A) et DE SMET (1914). Je crois, contrairement à l'opinion de DEBSKI, qu'il n'y a point contraction du nucléole, mais plutôt contraction des filaments, les nucléoles en effet ne paraissant pas plus volumineux dans les noyaux bien fixés que dans ceux qui présentent des lacunes.

§ V. Les phénomènes anachromasiques (1).

Parmi les diverses interprétations qui ont été émises au sujet des phénomènes anachromasiques et que nous avons exposées au début de ce mé-

(1) Je n'envisagerai ici que les processus d'anachromase *proprement dits*, à l'exclusion de ceux de la division longitudinale qui feront l'objet d'un autre chapitre.

moire, nous discuterons uniquement celles se rapportant aux deux types essentiels d'évolution chromosomique que nous avons décrits pour la catachromase, à savoir le *type à bandes alvéolisées* et le *type sans bandes alvéolisées*. Au cours de notre examen, nous ferons quelques remarques au sujet des autres interprétations, qui ne reposent d'ailleurs que sur des observations incomplètes et erronées.

1° Évolution avec bandes alvéolisées.

1. Il est incontestable que dans un certain nombre d'espèces de Filicinaées déjà mentionnées dans la partie descriptive de ce mémoire, puis chez diverses Phanérogames que j'ai étudiées (1), les éléments chromosomiques sont représentés, au début du processus d'anachromase, par des bandes alvéolisées qui se dégagent du « réseau » par suite d'une rétraction progressive des anastomoses et du renforcement de certains tractus. Ces bandes, nous l'avons vu, ont une structure identique à celles de la télophase. Je n'ai jamais rien trouvé qui ressemblât aux alignements réguliers de granules groupés en tétrades, tels que le décrit M^{elle} MERRIMAN (1904) dans l'*Allium Cepa* (2); j'ai toujours observé des bandes alvéolisées dont les travées transversales et longitudinales se montrent fort irrégulièrement épaissies.

Nous devons faire quelques observations au sujet des descriptions données par YAMANOUCI pour les *Dryopteris mollis* (1908^A, 1908^B) et *Osmunda cinnamomea* (1910). Chez ces deux espèces le cytologiste japonais indique, nous l'avons vu, un processus d'alvéolisation catachromasique; par contre il mentionne pour la prophase une évolution des chromosomes identique à celle que l'on trouve dans les objets où la catachromase ne comporte pas d'alvéolisation. L'étude du *Dryopteris mollis* et de l'*Osmunda cinnamomea* m'a conduit à une conclusion tout autre. Dans la première espèce, je n'ai constaté dans les chromosomes en catachromase aucune alvéolisation. Au contraire, l'*Osmunda cinnamomea*, ainsi que l'*O. regalis*, s'est révélé tout à fait typique, puisque j'ai reconnu, à l'anachromase, comme nous l'avons vu, les mêmes processus que dans les *Hymenophyllum* ou le *Leptopteris superba*,

(1) *Cycas revoluta*, *Ephedra fragilis*, *Picea excelsa*, *Sagittaria sagittæfolia*, *Alisma Plantago-aquatica*, *Allium Cepa*, *Hyacinthus orientalis*, *Galtonia candicans*, *Tulipa Gesneriana*, *Sternbergia lutea*, *Helleborus niger*, *Delphinium pictum*, *Ranunculus Ficaria* et *bulbosus*, *Epimedium pinnatum*, *Lens culinaris*, *Statice arborescens*, *Leucanthemum vulgare*, *Tanacetum vulgare*.

(2) GRÉGOIRE (1906), en reprenant l'étude de l'*Allium Cepa*, a bien montré l'incorrection de cette interprétation en ce qui concerne cette espèce; SAKAMURA (1914) arrive à une conclusion identique pour le *Vicia Cracca*.

c'est-à-dire la présence de bandes alvéolisées bien caractérisées, FIG. 62, bandes donnant naissance à des filaments en zigzag, FIG. 63, 64, 65. YAMANOUCHI a donc omis les stades essentiels, vraisemblablement parce que le matériel dont il s'est servi, le tissu archésporial, est loin d'offrir la richesse de figures que présente une extrémité de racine en activité. On peut dès lors exprimer cet axiome, contredit seulement par les assertions inexactes de ce cytologiste, à savoir qu'à des bandes d'alvéolisation catachromasique succèdent toujours des bandes anachromasiques.

De même, pour avoir négligé le stade des bandes, M^{lle} BONNEVIE, comme le fait remarquer si justement GRÉGOIRE (1913), admet, dans l'*Allium Cepa*, dès le début de l'anachromase, l'existence d'éléments chromosomiques en spirale, stade qui en réalité n'apparaît que plus tard et que l'auteur a en outre certainement schématisé. Les préparations que j'en ai examinées m'ont bien montré l'existence incontestable de bandes alvéolisées, comme l'éminent cytologiste belge l'a décrit en 1906. Cette espèce est, à ce point de vue, tout à fait semblable à l'*Hymenophyllum tunbridgense* ou aux *Osmunda*.

Le processus anachromasique mentionné par SIJPKENS (1904), pour les *Fritillaria imperialis* et *Tulipa silvestris*, est pareillement erroné, tout au moins en ce qui concerne le *Tulipa*. Cet auteur n'a pas observé chez ces plantes, je le disais précédemment, la formation de bandes alvéolisées, mais les phénomènes auraient lieu, de même que dans les types à chromosomes grêles, par simple disparition des anastomoses et égalisation de la substance chromosomique. Dans le *Tulipa Gesneriana*, qui ne doit guère différer du *silvestris*, j'ai constaté par contre des bandes fort nettes, donnant naissance, comme il se produit toujours, à des filaments minces en zigzag.

Contrairement aux dires de GRÉGOIRE (1906), on ne peut guère attribuer ce fait à ce que « les transformations télophasiques des chromosomes sont, par suite de la succession rapide des cinèses, peu accentuées ». Les observations de SIJPKENS ont été faites sur les divisions de l'endosperme; or, dans l'endosperme du *Fritillaria imperialis*, STRASBURGER figurait en 1882 des filaments en zigzag bien caractérisés, ce qui ne laisse pas de doute sur le mode d'évolution chromosomique chez cette espèce et dans cette formation. SIJPKENS, du reste, ne donne aucun dessin relatif à l'évolution prophasique.

2. Il est incontestable aussi que les bandes alvéolisées donnent toujours naissance à des filaments en zigzag. Ceci ressort de mes recherches sur les Filicinées et sur les diverses Phanérogames que j'ai citées plus haut. Jamais

je n'ai observé le mode de concentration des bandes décrit par GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904), GRÉGOIRE (1906), NĚMEC (1910), M^{elle} DIGBY (1910), concurremment à la formation de filaments en zigzag, OVERTON (1909^B) et CLEMENS MÜLLER (1912) (1) comme mode unique. C'est certainement par suite d'une mauvaise fixation (2), ainsi que l'ont indiqué SHARP (1914^A) et DE SMET (1914), ou encore d'une sériation défectueuse que les auteurs précités ont émis une semblable interprétation. Sans doute, parce qu'ils ont considéré des bandes alvéolisées gonflées par le réactif au point de paraître presque homogènes comme un stade régulier succédant aux bandes, ont-ils passé directement de ce dernier stade à celui où les chromosomes se montrent comme des cordons déjà raccourcis. SAKAMURA (1914), dans le *Vicia Cracca*, n'a certainement pas suivi en détail la série des processus, car sa fig. 7 représente des bandes alvéolisées et sa fig. 8 des chromosomes longitudinalement divisés; tout me porte à croire que, chez cette espèce, les phénomènes ne se passent pas d'une autre façon que chez le *Vicia Faba* étudié par SHARP.

M^{elle} DIGBY (1919), dans son étude sur l'*Osmunda regalis* var. *palustris*, mentionne que les filaments marginaux des bandes, ou, selon son interprétation, les deux chromosomes-filles déjà individualisés depuis la télophase précédente, se rapprochent pour devenir plus ou moins associés, de telle sorte que l'espace qui se montre au sein de chaque paire marque encore la future ligne de dissociation des éléments. Jamais dans les *Osmunda cinnamomea* et *regalis*, pas plus du reste que dans les autres espèces pourvues de bandes anachromatiques, je n'ai observé un *rapprochement* graduel des marges des bandes, mais j'ai toujours constaté que chacune des bandes alvéolisées donne naissance, en régularisant le tracé d'une ligne maîtresse, à un filament simple, courant en zigzag, processus que j'ai décrit en détail chez l'*Hymenophyllum tunbridgense*. Du reste, M^{elle} DIGBY n'apporte pas la série de figures qui seraient nécessaires pour montrer un rapprochement graduel; la fig. 17 de son mémoire notamment (pour laquelle l'auteur indique : "*Note the marked association of the threads*") n'est en rien démonstrative. Il faut remarquer en outre que la cytologiste anglaise représente elle-même dans ses figures 19, 21 (3), 20 des aspects très caractéristiques de

(1) La fig. 9 (relative au *Najas marina*) du mémoire de MÜLLER représente cependant des filaments en zigzag fort caractérisés!

(2) Le professeur GRÉGOIRE m'a confirmé le fait, le matériel dont il s'était servi pour ses recherches de 1903 et de 1906 ayant été fixé au liquide de HERMANN, qui est loin d'offrir la sûreté du fixateur de BENDA, utilisé ultérieurement par lui.

(3) La fig. 21 nous paraît représenter un stade antérieur à celui de la fig. 20.

filaments en zigzag qui seraient consécutifs au rapprochement qu'elle admet. Or la formation de cordons de cette allure nous paraît peu compréhensible avec sa théorie; elle s'explique tout naturellement avec l'interprétation de GRÉGOIRE et de SHARP, interprétation dont nous avons pu reconnaître le bien-fondé en ce qui concerne les Ptéridophytes. Ajoutons encore un mot : nous croyons même que la fig. 15 du mémoire de M^{elle} DIGBY, au lieu d'indiquer des filaments qui doivent s'associer deux à deux, montre déjà au contraire le commencement du « spirème », en particulier le tronçon inférieur; or ce tronçon dessine des zigzags qui ne peuvent provenir que de la régularisation des bandes. Nous reviendrons encore du reste, à propos de la division longitudinale, sur les interprétations de M^{elle} DIGBY.

Le stade des filaments en zigzag, si important comme point de départ de la division longitudinale, comme je le mentionnerai ultérieurement, a été méconnu jusqu'à l'heure actuelle par la plupart des auteurs, et c'est pour l'avoir négligé, ou pour n'avoir pas suivi sa genèse exacte, ainsi que nous venons de le voir, qu'un grand nombre ont considéré comme doubles les éléments chromosomiques durant toute la prophase. Les filaments en zigzag dans les espèces à gros chromosomes ont cependant été figurés depuis bien longtemps, mais interprétés d'une façon erronée. En parcourant les planches des mémoires de GUIGNARD de 1884 et 1885, j'ai reconnu des figures très démonstratives de filaments en zigzag, par exemple la fig. 90 du mémoire de 1884 (albumen du *Lilium Martagon*), figure que ce cytologiste donne comme noyau au « repos », et qu'il caractérise ainsi : « un réseau délicat formé par les nombreuses anastomoses d'un filament très fin. Son aspect granuleux est dû évidemment aux nombreux replis du filament ». Quelques restes des mailles des bandes y sont encore visibles. La fig. 121, noyau au « repos » du parenchyme de l'ovaire de l'*Alstroemeria Pelegrina*, représente également le stade des filaments en zigzag. Il en est de même des fig. 27, noyau au « repos » de l'albumen du *Nothoscordum fragrans*, du mémoire de 1885, qui correspondent certainement au début de la division longitudinale dans les filaments en zigzag. Quelques dessins donnés par STRASBURGER : fig. 73a (1882), endosperme du *Fritillaria imperialis*, fig. 24 (1885), téguments du sac embryonnaire de la même espèce, se rapportent aussi à ce stade. La fig. 73a précitée montre le début de la division longitudinale, ainsi que des restes d'alvéoles des bandes. Pour l'auteur, ces figures correspondaient à son « Knäuelstadium », stade d'un filament unique à nombreux replis provenant de la transformation directe du réseau « quiescent » et non au « repos » lui-même, comme le pensait GUIGNARD.

2° Évolution sans bandes alvéolisées.

C'est le processus que nous avons décrit en particulier dans le *Pteris cretica* et l'*Azolla caroliniana* (1). Il me semble inutile d'y revenir ici. Rappelons toutefois que chez certaines espèces, comme le *Polypodium vulgare*, il est fort probable qu'à côté de filaments simples, il y ait quelques bandes alvéolisées ou tronçons de bandes qui doivent évoluer suivant leur mode ordinaire et qu'on rencontre également dans les noyaux du *Blechnum occidentale* quelques éléments simples parmi les bandes. Je n'ai pu, disais-je précédemment, m'assurer de la réalité formelle de ces faits, par suite de la structure très surchargée des noyaux, mais certains aspects me donnent tout lieu de le penser. Une semblable constatation avait été faite par BEER (1912) dans le *Crepis virens*, ainsi que dans le *Crepis taraxacifolia* et *Tragopogon pratensis*, car il dit avoir observé une formation des chromosomes par concentration de bandes dérivées de la télophase et dans d'autres noyaux par concentration de parties simples. Ce cytologiste a figuré assez nettement, en particulier, le stade des filaments en zigzag, fig. 64 de son mémoire.

L'étude que j'ai faite du *Dryopteris mollis* m'a montré le bien-fondé de la description de YAMANOUCHI (1908^A, 1908^B) en ce qui concerne les phénomènes anachromasiques; mais nous avons vu que, contrairement à son assertion, les chromosomes ne subissent aucune alvéolisation à la catachromase, FIG. 92, méristème radiculaire; FIG. 93 et 94, tissu archésporial.

3° Allongement et raccourcissement des chromosomes.

Qu'il s'agisse du type à bandes alvéolisées ou des types à éléments non alvéolisés, il se produit au cours des phénomènes anachromasiques deux faits qui doivent particulièrement retenir notre attention : l'*allongement* des éléments chromosomiques et leur *raccourcissement* ultérieur.

Aussitôt une question se pose : pourquoi les chromosomes s'allongent-ils pour se raccourcir ensuite? Pourquoi, par exemple dans le cas de bandes alvéolisées, ne se produit-il pas directement une concentration de ces bandes pour arriver aux chromosomes définitifs? Pourquoi se déroulent-elles, pour ainsi dire, en formant les longs filaments en zigzag?

(1) On peut s'étonner de voir certains auteurs, dans des articles de vulgarisation ou dans des manuels, donner des descriptions schématiques *uniques* de l'édification des chromosomes à partir du « réseau » chromatique. Par exemple, voici ce que dit BOULIER (1908) : « Au début de la division du noyau on voit ce réseau chromatique se décomposer en une collection de bandes plus ou moins alvéolisées. Ces bandes se contractent ensuite, se ramassent en rubans homogènes, que l'on nomme chromosomes ». Évidemment, cette description est *assez* exacte, mais il y a d'autres modes d'édification des chromosomes!

Il nous paraît évident que ce processus est en rapport avec la division longitudinale, car une égalisation parfaite de la substance des deux éléments-filles est bien plus réalisable sur de longs éléments que sur des cordons raccourcis.

Dans les espèces à petits chromosomes, telles que les *Azolla caroliniana*, *Salvinia auriculata* et *S. natans*, l'allongement anachromasique, bien que peu accentué, est peut-être plus manifeste que dans les autres types; on pourra s'en convaincre en examinant des figures d'interphase, FIG. 150—155, *A. caroliniana*; 161—164, *S. auriculata*, et des figures au stade de division longitudinale, FIG. 157, *A. caroliniana*; FIG. 166, *S. auriculata*.

Ce phénomène d'allongement est un processus *général*, car on le retrouve même dans les Cypéracées, dont les chromosomes métaphasiques sont extrêmement réduits. A un certain moment de la prophase, moment qui est sans doute d'assez courte durée, on observe, en particulier chez les *Carex* et *Cyperus*, des chromosomes bien plus allongés, FIG. 258 et 259, *Carex ligERICA*, FIG. 261, *C. plantaginea*, qu'ils ne le sont d'une part à l'interphase, FIG. 257, *C. ligERICA*, d'autre part à la fin de la prophase, FIG. 260, *C. ligERICA*, FIG. 262, *C. plantaginea*, et à la métaphase, FIG. 263, *C. plantaginea*. STOUT (1912), dans le *Carex aquatilis*, ne mentionne pas de modifications quant à la forme des chromosomes durant toute leur évolution. Il est à croire que le *C. aquatilis* ne fait pas exception à la règle et que STOUT a dû omettre le stade de l'allongement.

Après s'être allongés, les chromosomes se raccourcissent. On peut croire que s'ils ne conservent pas la forme allongée, c'est que, dans un certain nombre de cas, elle serait préjudiciable au point de vue des mouvements anaphasiques. Ce raccourcissement nous l'observons très nettement dans la plupart des espèces, même dans les *Carex* (cf. FIG. 260 et 262, fin de prophase chez *C. ligERICA* et chez *C. plantaginea*, et FIG. 263, métaphase de cette dernière espèce). Cependant il existe sans doute des cas dans lesquels les chromosomes ne se raccourcissent que très faiblement ou même pas du tout; ainsi dans les *Azolla* et *Salvinia*, le processus, s'il existe, ne paraît guère sensible. Ce fait n'a rien de très surprenant, puisque le phénomène ne semble pas avoir toujours d'utilité.

4° Disparition des anastomoses.

Disons quelques mots sur la disparition des anastomoses dont le processus a lieu d'une façon identique, aussi bien dans les cas de bandes alvéolisées

que dans ceux d'éléments simples. Cette disparition est une conséquence des phénomènes d'allongement et aussi de raccourcissement qui affectent les chromosomes, et cela d'une façon inégale. Lorsque les bandes évoluent en des filaments flexueux, lorsque les filaments moniliformes se régularisent, lorsque les petits corps chromosomiques des *Azolla* et *Salvinia* s'allongent, il se produit naturellement des tractions qui provoquent la rupture en leur milieu des connexions anastomotiques. Les aspects épineux offerts surtout par les gros chromosomes représentent les vestiges de ces anastomoses rompues. Parfois à la fin de la prophase ou à la métaphase, quelques anastomoses sont encore visibles entre chromosomes (cf. FIG. 192, *Hymenophyllum tunbridgense*; FIG. 199, *Phyllitis Scolopendrium*; FIG. 204, *Adiantum capillus-Veneris*; FIG. 215, *Polypodium aureum*; FIG. 217, *Lygodium japonicum*; FIG. 219, *Osmunda cinnamomea*; FIG. 223 et 224, *Azolla caroliniana*; FIG. 225 et 226, *Salvinia auriculata*). On peut se demander si ces anastomoses proviennent d'anciennes qui n'ont pas disparu ou de nouvelles formées par contact des chromosomes entre eux, suivant un mode identique à celui qui s'effectue après le tassement polaire. Il est pour ainsi dire impossible de répondre à cette question, mais les deux suppositions semblent également plausibles et peut-être ces deux modalités existent-elles ensemble.

5° Chromosomes prophasiques et enchylème nucléaire.

A mesure que s'effectue la reconstitution des éléments chromosomiques, l'enchylème nucléaire devient de moins en moins teinté et il est fort possible, ainsi que le pense CHAMPY (1913), qu'une partie des substances contenues dans l'enchylème, — peut-être provenant d'une certaine dissolution effectuée à la catachromase, — serve à l'épaississement des chromosomes.

§ VI. Relations des phénomènes catachromasiques et anachromasiques avec le nucléole.

1° Relations entre chromosomes et nucléole à la catachromase.

La majorité des auteurs sont d'accord pour donner au nucléole une origine télophasique⁽¹⁾. Sa formation paraît intimement liée aux processus chromosomiques.

(1) Selon PAMPALONI (1903), dans le *Psilotum triquetrum*, le nucléole de l'ancien noyau, d'abord situé au milieu des brides cytoplasmiques qui relient la figure fusoriale à la membrane nucléaire, arrive à être entouré par la masse des chromosomes et à être ainsi englobé dans le noyau-fille.

En laissant de côté la thèse de NĚMEC (1899), qui prétend que, dans l'*Allium Cepa*, les nucléoles proviendraient de substances dues à la transformation des fibres fusoriales, nous sommes en présence des interprétations suivantes :

1^o des chromosomes spéciaux se différencieraient directement en nucléoles (GEORGEVITCH, 1908) ;

2^o la substance nucléolaire résulterait d'un dépôt de particules provenant de la désagrégation des granules chromatiques en tétrade (M^{lle} MERRIMAN, 1904) ;

3^o le nucléole se formerait par écoulement d'une substance provenant de portions des chromosomes (M^{lle} DIGBY, 1910) ;

4^o le nucléole proviendrait de la substance fondamentale, sorte de substratum visqueux dont sont formés les chromosomes, tandis que le reste se dissout dans le suc nucléaire (CHAMPY, 1913).

Beaucoup d'auteurs d'autre part n'ont pu assigner une origine exacte au nucléole et n'ont fait que constater sa présence dans les espaces interchromosomiques.

Je dois dire que je n'ai pu recueillir dans mon matériel aucune donnée très précise concernant l'origine exacte du nucléole. Dans les espèces à gros chromosomes, on observe, au milieu des bandes alvéolisées, une ou deux grosses gouttes arrondies se colorant intensément. Dans les espèces à chromosomes grêles, comme le *Pteris cretica*, on remarque, lorsque la membrane nucléaire est constituée et que les chromosomes se sont écartés les uns des autres, FIG. 74, des corpuscules relativement assez gros, et à côté d'eux parfois d'autres beaucoup plus petits qui vont sans doute se fusionner soit entre eux, soit avec les plus volumineux déjà formés. Cet aspect me donne tout lieu de penser que les gros corpuscules proviennent de l'union de plus petits.

Sans aucun doute on doit éliminer, — tout au moins dans les objets que j'ai étudiés, — la thèse de GEORGEVITCH. Aucune apparence ne pourrait même suggérer l'idée qu'il avance.

Un fait très intéressant, signalé par DE SMET (1914) chez le *Lupinus albus* et que j'ai retrouvé chez beaucoup de Filicinées, est celui de la symétrie nucléolaire dans les deux noyaux-filles (1).

(1) Je suis persuadé qu'on retrouvera des cas de symétrie des nucléoles dans la plupart des espèces. La fig. 5 du mémoire de GEORGEVITCH (1908), relative au *Lupinus angustifolius*, en montre un bel exemple. J'en ai observé des cas particulièrement clairs dans les *Typha angustifolia*, *Triticum sativum*, *Lemna gibba*, *Ranunculus aquatilis*, *Phaseolus vulgaris*, *Wistaria sinensis*, *Plantago major*, *Helianthus annuus*.

C'est une symétrie par rapport à un plan passant par la jeune membrane; de plus, il y a identité dans la forme et le volume des masses ainsi disposées. J'ai reproduit plusieurs dessins de noyaux-filles de *Pteris cretica*, FIG. B, où je n'ai figuré que les nucléoles, le contour du noyau et celui du fuseau, puis la jeune membrane cellulaire.

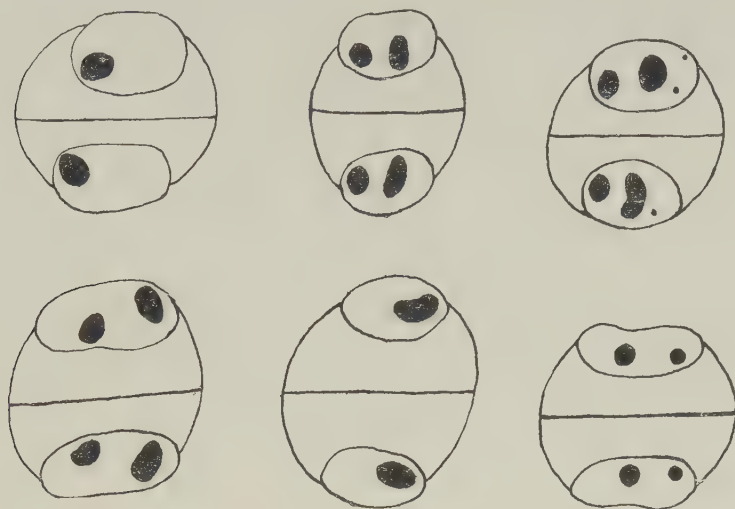


FIG. B. — *Pteris cretica*. — Symétrie des nucléoles dans les noyaux-filles. FLEMMING fort. Ob. ZEISS d. f. 2^{mm}, n. a. 1,30. Oc. 12.

Il est évident, comme le dit DE SMET, que cette disposition « ne peut s'expliquer qu'en admettant, à la télophase, une relation génétique entre chromosomes et substance nucléolaire, en ce sens que les chromosomes, d'une façon ou d'une autre, contribuent à la formation de la substance nucléolaire ». Si l'on n'observe pas toujours la symétrie parfaite qui théoriquement devrait exister, c'est que les groupements chromosomiques peuvent être légèrement modifiés par une cause ou par une autre.

Il est presque certain, à mon avis, que les nucléoles proviennent des chromosomes, — les cas de symétrie nucléolaire en sont une preuve, — et ont pour origine un écoulement, en certains points du noyau, d'une substance chromosomique. Est-ce une partie spéciale du constituant chromosomique qui se détache ainsi, leur substratum visqueux, comme le prétend CHAMPY (1913), la matière chromatique, ainsi que le croient FARMER (1907), REED (1914), M^{lle} DIGBY (1919), ou encore est-ce une sécrétion, comme le suggère DE SMET (1914)? Nous ne saurions vraiment le dire, en tous cas nous ne pouvons admettre que la presque totalité de la matière chromatique se concentre en nucléoles; en effet, après la formation des nucléoles, dans

les filaments chromosomiques, — même chez les *Osmunda* et l'*Allium Cepa*, qui ont fait l'objet des observations de M^{lle} DIGBY et de REED, — la substance chromatique n'en paraît pas du tout absente.

2° Relations entre chromosomes et nucléole à l'anachromase.

Les relations qui existent entre chromosomes et nucléole à l'anachromase semblent certaines, mais elles demeurent encore fort obscures. Il est toutefois un fait bien établi et que j'ai pu vérifier dans toutes les Filicinées, c'est que le nucléole ou les nucléoles, d'abord très volumineux à l'interphase et dans la première moitié de la prophase, n'existent plus qu'à l'état de gouttelettes au moment où les chromosomes sont rangés en plaque équatoriale. Il s'est donc produit, au cours des phénomènes anachromasiques, et plus spécialement sans doute à leur dernière période, un transport de la substance nucléolaire sur les chromosomes. Nous ne savons nullement comment s'effectue ce transport; en tous cas, ce n'est pas par des filaments spéciaux que l'on a parfois décrits, filaments qui relieraient les nucléoles aux éléments chromosomiques. Un autre fait indubitable, c'est que toute la substance nucléolaire n'est pas prise par les chromosomes, puisqu'à la métaphase, je viens de le dire, il en existe encore des gouttelettes (1), tantôt situées au milieu de la masse des chromosomes, tantôt accolées à l'extrémité distale de ces derniers, FIG. 29, 87, parfois même dispersées dans le fuseau, FIG. 136, ou bien encore placées à la limite du fuseau et du cytoplasme. On en perd ensuite complètement toute trace, les dernières gouttelettes devant sans doute se dissoudre dans le liquide cytoplasmique.

Nous ne savons pas si le nucléole est une réserve de chromatine destinée à contribuer à l'édification des chromosomes ou encore constitué d'une substance spéciale, substance de nature assez visqueuse qui assurerait une certaine rigidité aux chromosomes. Précisément à la fin de la prophase, les chromosomes possèdent une rigidité qu'ils ne montrent pas antérieurement. Nous reviendrons sur ce point en étudiant la constitution de l'élément chromosomique.

(1) Ces gouttelettes, souvent arrondies, peuvent présenter cependant des formes variables, irrégulières, FIG. 29, *Hymenophyllum tubridgense*, ou encore en larmes bataviques, comme BERGHS (1909) l'a figuré pour le *Marsilea macra* et ainsi que je l'ai observé moi-même en particulier dans le *M. quadrifolia*.

CHAPITRE II.

Les diverses modalités chromosomiques.

D'après les observations que j'ai faites, il existe chez les Filicinées, nous l'avons vu, quatre modalités chromosomiques caractérisées par les particularités suivantes :

1° Gros chromosomes; à la catachromase se produit une alvéolisation et à l'anachromase les bandes donnent naissance à des filaments en zigzag.

2° Chromosomes grêles, ne subissant à la catachromase aucune alvéolisation, l'alvéolisation catachromasique n'étant marquée que par un étirement des éléments chromosomiques; à l'anachromase des filaments minces se concentrent.

3° Type intermédiaire : chromosomes grêles dont le plus grand nombre subit à la catachromase une alvéolisation très étroite; à la prophase, il y a un mélange probable de filaments minces dès le début et de bandes alvéolisées, ces dernières évoluant ensuite en filaments zigzagants.

4° Petits chromosomes, se présentant sous une forme arrondie ou ovoïde dans les noyaux de la fin de la télophase; il n'y a pas ici non plus d'alvéolisation; l'évolution anachromasique consiste en un seul allongement, suivi, comme dans tous les types, d'un raccourcissement.

J'ai déjà indiqué les espèces où l'on rencontre ces processus. Le premier est celui que présente la majorité des Hyménophyllacées et les Osmundacées; le second s'observe chez le *Trichomanes radicans*, le *Blechnum occidentale* et les Marattiacées; le troisième existe chez les Cyathéacées, Polypodiacées (sauf *Blechnum occidentale*), Parkériacées, Schizéacées (*Lygodium japonicum*), Gleichéniacées, Marsiléacées et Ophioglossacées; enfin le quatrième paraît propre aux Salviniacées.

Dans la recherche des causes auxquelles peuvent se trouver liées ces diverses modalités, il faut d'abord tenir compte des données suivantes :

1° Les affinités systématiques.

2° Les conditions édaphiques.

3° La présence de modalités différentes dans divers tissus ou dans un même noyau d'une espèce.

4° Les caractères relatifs sur lesquels sont basés ces types.

1° Bien que dans une famille donnée l'un des modes que nous avons indiqués soit prépondérant, il n'y a cependant pas de concordance parfaite

à ce point de vue avec le classement taxonomique. Nous l'avons fait remarquer en particulier pour ce qui est des Polypodiacées et sans doute cette conclusion sera renforcée par des recherches encore plus étendues sur les Filicinées.

Parmi les Phanérogames que j'ai étudiées, j'ai aussi constaté que des plantes appartenant à une même famille, et parfois assez voisines, peuvent offrir des modalités différentes d'évolution chromosomique. Ainsi, dans les Graminées, le *Triticum sativum* se rapproche du type du *Blechnum*, le *Zea Mays* et les *Festuca* (1) de celui du *Pteris* (2), tandis que le *Phragmites communis* a de petits chromosomes. Dans les Ranunculacées, les *Helleborus niger*, *Delphinium pictum*, *Ranunculus Ficaria*, *R. bulbosus* (3) ont de gros chromosomes alvéolisés, tandis que *R. aquatilis* et *Flammula* possèdent des chromosomes assez grêles, non alvéolisés à la télophase, se rapprochant de ceux des Polypodiacées, et que le *Thalictrum flavum* a de petits chromosomes. De même dans les Légumineuses, le *Vicia Faba* et le *Lens culinaris* offrent de gros chromosomes alvéolisés, tandis que dans le *Gleditschia triacanthos*, *Wistaria sinensis*, *Phaseolus vulgaris*, les chromosomes sont petits et non alvéolisés. La famille des Composées nous montre encore de semblables exemples : d'une part les *Leucanthemum vulgare* et *Tanacetum vulgare*, avec chromosomes allongés, assez grêles, mais alvéolisés à la télophase, d'autre part les *Bellis perennis* et *Lapsana communis* avec des chromosomes plus courts, non alvéolisés.

2° Il ne semble pas non plus que la manière d'être des chromosomes et leur évolution soit en rapport avec les conditions édaphiques. Les Fougères aquatiques, par exemple, ont tantôt de courts chromosomes (Salvinia-
ciées), tantôt des chromosomes grêles allongés (*Ceratopteris*). De même

(1) Diverses formes appartenant aux sous-genres *Eu-Festuca* et *Vulpia*.

(2) Cette modalité semble assez peu commune, sous sa forme typique, chez les Phanérogames, alors qu'elle est la plus répandue chez les Filicinées, et aussi celle des *Equisetum*, de l'*Isoetes Duriei* et sans doute d'autres Ptéridophytes.

(3) Remarquons en passant que la présence de chromosomes alvéolisés paraît bien moins fréquente chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones. Seuls jusqu'à présent, à ma connaissance, divers représentants des Ranunculacées, Berbéridacées, Légumineuses, Plumbaginacées et Composées peuvent être rangés dans ce groupe. Ce sont *Helleborus niger* (R. de LITARDIÈRE), *Ranunculus Ficaria* et *R. bulbosus* (R. de LITARDIÈRE), *Delphinium pictum* (R. de LITARDIÈRE), *Podophyllum peltatum* (OVERTON, 1909 B), *Epimedium pinnatum* (R. de LITARDIÈRE), *Vicia Faba* (M^{lle} FRASER et SNELL, 1911; SHARP, 1914 A) et *V. Cracca* (SAKAMURA, 1914), *Lens culinaris* (R. de LITARDIÈRE), *Statice arborescens* (R. de LITARDIÈRE), *Leucanthemum vulgare* (R. de LITARDIÈRE), *Tanacetum vulgare* (R. de LITARDIÈRE), *Crepis virens* (DE SMET, 1914). — Chez les Gymnospermes, j'ai observé des chromosomes alvéolisés dans le *Cycas revoluta*, le *Picea excelsa* (type à alvéolisation étroite), l'*Ephedra fragilis*.

chez les Phanérogames, si dans beaucoup de Monocotylédones aquatiques ou hygrophiles nous rencontrons de petits chromosomes non alvéolisés, par exemple chez les *Typha angustifolia*, *Phragmites communis*, *Carex*, *Cyperus fuscus*, *Juncus conglomeratus*, *Lemna gibba*, d'autres espèces, comme *Alisma Plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittæfolia*, présentent de gros chromosomes alvéolisés.

3° Les diverses modalités signalées ne sont même pas toujours constantes pour une espèce donnée, puisqu'il existe des cas où une espèce (présentant des chromosomes homomorphes) est susceptible d'offrir à la fois deux processus.

Je dois, à ce sujet, attirer tout spécialement l'attention sur les observations que j'ai faites dans les cinèses radiculaires du *Marsilea quadrifolia*. J'y ai retrouvé une évolution tout à fait identique à celle des *M. macra* et *Drummondii*, étudiés par BERGHS. D'autre part, dans les divisions spermatogoniales du *M. quadrifolia*, SHARP (1914^B) a figuré une véritable alvéolisation catachromasique, puis le stade des filaments en zigzag.

De ces observations, il découle que l'évolution chromosomique peut être différente suivant les tissus d'une même espèce. Ce fait, exceptionnel sans doute, est d'une importance capitale; toutefois il ne doit pas nous étonner outre mesure, puisque j'ai constaté, dans un même noyau à la télophase, chez certaines espèces (*Alsophila Marshalliana*, *Phyllitis Scolopendrium*, *Polypodium vulgare*, en particulier), la présence de chromosomes non alvéolisés, mais avec prédominance très marquée de l'une des modalités. MARTINS MANO (1905) dit aussi que dans le *Solanum tuberosum* et le *Phaseolus vulgaris* le corps des chromosomes se creuse parfois de quelques cavités alvéolaires.

Je pensais tout d'abord que l'on pouvait aussi admettre comme réelle l'existence de l'alvéolisation catachromasique décrite par YAMANOUCHI (1908^A, 1908^B, 1908^C) dans le tissu archésporial du *Dryopteris mollis*, bien que dans les divisions radiculaires de cette espèce j'eusse observé uniquement le processus non alvéolisé, comme dans la majorité des Polypodiacées. Plus tard, reprenant chez cette plante l'étude du tissu archésporial, je n'ai vu là non plus aucune alvéolisation des chromosomes à la catachromase. J'ai reproduit, FIG. 92, un stade appartenant à une cinèse de la racine et, FIG. 93 et 94, deux autres appartenant au tissu archésporial. Il n'est donc guère douteux que les assertions de YAMANOUCHI sont erronées. Du reste, les figures qu'il donne, où il semble avoir sacrifié au

fini esthétique du dessin, ne sont pas du tout concluantes en faveur d'une réelle alvéolisation des chromosomes. L'auteur paraît avoir confondu l'*aspect alvéolisé* que donnent les anastomoses à l'ensemble de la figure avec l'*alvéolisation propre* du chromosome. La lecture du texte confirmerait que c'est bien là d'où provient l'erreur, puisqu'il ne parle pas du processus anastomotique et qu'après avoir indiqué que les chromosomes forment au pôle une masse extrêmement dense, il dit aussitôt qu'ils « commencent à être vacuolisés » ; le résultat ultime du phénomène, ajoute-t-il plus loin, est « une masse vacuolisée de matériel chromatique provenant de tous les chromosomes ».

4° Enfin, envisagés de plus près, les différents modes évolutifs n'apparaissent pas comme des *types strictement tranchés*. Ainsi le type à chromosomes grêles et étroitement alvéolisés, tel qu'il existe dans la majorité des noyaux du *Blechnum occidentale*, peut être considéré comme un terme de passage entre celui des gros chromosomes alvéolisés et celui des chromosomes grêles non alvéolisés ; on trouve du reste des transitions réelles, nous l'avons vu. De même par leurs chromosomes métaphasiques plus raccourcis, l'*Ophioglossum vulgatum* marque un certain passage entre les chromosomes du type grêle allongé et ceux du type court.

En étudiant les Phanérogames, on constate encore de plus nombreux termes de passage que chez les Filicinées, de telle sorte qu'il existe pour ainsi dire une *série presque ininterrompue de types évolutifs*, depuis les gros chromosomes alvéolisés jusqu'au type offert par les Cypéracées, chez lesquelles le chromosome demeure durant la plus grande partie de son évolution un petit corps arrondi ou ovoïde, sauf à un stade de prophase, où il subit un léger allongement. Ainsi, nous trouvons d'une part *Statice arborescens* et *Leucanthemum vulgare*, qui peuvent indifféremment être classés dans l'une ou l'autre des catégories que j'ai établies parmi les chromosomes alvéolisés, ce qui prouve que la distinction de ces deux sous-types devient dans certains cas plutôt factice ; d'autre part, le *Juncus conglomeratus*, par ses chromosomes métaphasiques assez courts, FIG. 264, 265, 266, est en quelque sorte un terme de passage du type présenté par les Cypéracées vers d'autres espèces, où l'allongement anachromasique est plus marqué et partant les chromosomes métaphasiques plus allongés, comme par exemple dans le *Lemna gibba*. De même aussi dans la série des Dicotylédones, on observe toutes les transitions entre les deux sortes de chromosomes non alvéolisés, les courts et les longs.

En présence de toutes ces considérations, il serait bien difficile de déterminer la cause de la manière d'être des chromosomes et nous ne pouvons constater que des faits. Notons toutefois quelques relations intéressantes : 1° que les chromosomes de gros calibre s'alvéolisent toujours au cours du processus de catachromase; 2° que les chromosomes plus grêles, de même que les très petits chromosomes, ne présentent pas *en général* d'alvéolisation; 3° que dans ce dernier cas, il existe presque toujours un développement considérable du nucléole. Nous pensons qu'au cours de l'évolution une espèce à chromosomes grêles a pu acquérir des chromosomes d'un calibre plus fort, devenus par cela même alvéolisés, et que, si la transition ne s'est pas accomplie d'une façon brusque, le premier stade a été celui des chromosomes étroitement alvéolisés; le processus inverse a pu se produire également.

CHAPITRE III.

La division longitudinale des chromosomes.

§ I. Période où apparaît la division longitudinale.

Le moment où apparaît la division longitudinale des chromosomes est encore à l'heure actuelle fort controversé : alors que bon nombre de cytologistes considèrent cette division comme se produisant à la période prophasique, ou bien seulement à la métaphase, d'autres, au contraire, la font remonter à l'anaphase (1) ou à la télophase de la cinèse précédente.

I. Il est certain avant tout que la transformation catachromasique des chromosomes n'a pas la signification d'un clivage longitudinal; mes recherches apportent une confirmation, — qui me semble définitive, — aux travaux antérieurs établissant que la division est d'origine prophasique.

1. Examinons d'abord le cas des espèces dont les noyaux sont pourvus de *bandes alvéolisées*. Les bandes évoluent toujours, à la prophase, en filaments *simples* courant en zigzag; ce n'est qu'ensuite qu'apparaissent, çà et là dans l'axe de ces filaments, de petits alvéoles, début de la division longitudinale; celle-ci constitue donc un *nouveau* phénomène qui n'a rien de commun avec l'état alvéolaire des bandes.

Peut-être, au stade où se montrent les alvéoles du clivage longitudinal,

(1) Le phénomène pouvant, d'après quelques auteurs, débiter même dès la métaphase.

le filament porte-t-il parfois encore quelques mailles isolées qui ne se sont pas rompues lors de la régularisation des bandes, comme cela semble être le cas pour certains alvéoles assez larges de la FIG. 22 (*Hymenophyllum tunbridgense*). Ces alvéoles disparaîtront ou peut-être seront englobés dans le processus de clivage; toutefois cette dernière hypothèse demanderait confirmation.

De nouvelles recherches sur des espèces chez lesquelles on avait décrit une division longitudinale ana-télophasique ont constamment montré qu'en réalité ce processus appartient en propre à la *période prophasique*.

A. Je dois d'abord citer les *Osmunda*, dont l'étude de la cinèse somatique « démontre clairement », d'après M^{lle} DIGBY (1919), *la nature double de chaque chromosome depuis la télophase jusqu'à l'anaphase*.

Pour l'*Osmunda regalis* var. *obtusiuscula* et var. *Plumieri*, ainsi que pour l'*O. cinnamomea* (ces trois plantes présentent des figures tout à fait concordantes), l'interprétation d'un réel clivage longitudinal télophasique n'est certainement pas l'expression de la réalité. J'ai observé chez ces plantes à la prophase, nous l'avons vu, la constitution de *filaments en zigzag* absolument *simples*, tant par leur origine que par leur structure, et je ne saurais trop m'élever contre cette assertion formulée par la cytologiste anglaise :

« *Probably all cytologists are agreed that the constitution of each individual chromosome is one of duality, and that this dominating feature usually persists throughout the cycles of chromosome construction and dissolution which constitute nuclear mitosis. This double character is apparent more or less continuously, except during the «rest» which may intervene between successive nuclear divisions, when it may become temporarily obscured. It is represented by paired threads, by paired beads, and by paired segments of spireme* ».

M^{lle} DIGBY n'a certainement pas suivi tous les stades des noyaux prophasiques lorsqu'elle déclare que ce sont les espaces situés entre les deux marges des bandes qui continuent la ligne de scission télophasique; j'ai déjà indiqué ce point à propos de la discussion des phénomènes catachromasiques. D'autre part, la fig. 19 de son mémoire ne montre pas si clairement qu'elle veut bien le dire que « l'espace situé entre les deux filaments parallèles » peut être reconnu comme la ligne de scission. Nous devons faire remarquer à propos de cette figure que :

- 1° beaucoup de filaments sont simples;
- 2° certaines dualités comprenant des portions de filaments ayant un

calibre égal et assez fort semblent plutôt correspondre à *deux chromosomes* indépendants et encore longitudinalement indivis, non à des moitiés-filles;

3° d'autres alvéoles peuvent correspondre à des mailles de bandes non encore rétractées;

4° d'autres alvéoles enfin peuvent être réellement ceux du *véritable clivage longitudinal à son début*.

M^{lle} DIGBY, dans son mémoire, répond déjà à la première objection que je formule, à savoir que les cordons paraissant simples résultent en réalité de l'association intime de deux filaments qu'il est impossible de discerner, de même qu'elle prétend, pour le cas des *Primula*, qu'à la télophase „les moitiés longitudinales des chromosomes tendent à se maintenir ensemble“. Mais nous savons qu'il ne se produit aucun rapprochement, aucune association, des deux marges d'une bande, de telle sorte que nous affirmons que les „filaments spirématisques courbes et onduleux“ qui *paraissent simples le sont réellement!*

B. L'étude des Phanérogames nous fournira des exemples analogues :

α. J'ai repris l'examen d'un *Ephedra*, l'*E. fragilis*, et j'ai pu me convaincre que les figures données par HOF (1898) ne sont que des *schémas absolument inexacts*, comme je l'ai fait ressortir à propos des phénomènes catachromasiques. Le processus d'anachromase se déroule chez cette plante suivant le mode ordinaire des espèces à chromosomes alvéolisés, les aspects en sont même, s'il est possible, encore plus nets et plus démonstratifs. Les bandes alvéolisées donnent naissance à un filament en zigzag simple, où s'effectue le clivage longitudinal.

β. Ce que je viens de dire à propos de l'*Ephedra* s'applique également au *Hyacinthus orientalis*, espèce chez laquelle GRANIER et BOULE (1911^A) ont décrit une division longitudinale anaphasique et même métaphasique des chromosomes-filles.

γ. L'*Allium Cepa* m'a montré des figures identiques. Elles ne m'ont laissé aucun doute sur l'inexactitude des interprétations de LUNDEGÅRDH, DEHORNE, VON SCHUSTOW (1) et enfin REED. C'est pour avoir négligé le stade des filaments en zigzag que ces auteurs se sont mépris dans la recherche du véritable clivage des chromosomes. La fig. 4 du mémoire de REED représente certainement un stade voisin du passage des bandes aux filaments en zigzag.

(1) Les figures données par VON SCHUSTOW sont vraiment d'un impressionnisme trop peu scientifique.

δ. Enfin citons le *Vicia Faba*. LUNDEGÅRDH (1910), puis M^{lle} FRASER et SNELL (1911) s'en sont servis pour étayer leurs conclusions, tandis que SHARP (1914^A) l'a utilisé pour prouver qu'il existe réellement, à un moment de l'évolution prophasique, des éléments simples à allure zigzagante, au sein desquels se produira le clivage longitudinal. Ce stade de filaments simples est, du reste, reconnaissable dans la partie droite de la fig. 33 (Pl. 63) du mémoire de M^{lle} FRASER et SNELL (*Nucleus with spireme beginning to form*) (1). J'apporterai dans l'interprétation de cette figure des restrictions semblables à celles que j'ai mentionnées à propos de la fig. 19 du mémoire de M^{lle} DIGBY sur les *Osmunda* : les dualités existant dans la partie gauche du noyau ne peuvent correspondre à des dualités de division à cause de l'écartement considérable qu'elles présentent, ou bien ce sont des tronçons de bandes alvéolaires non transformées, ou encore deux filaments indépendants passant par places l'un au-dessus de l'autre, ce qui se rencontre bien des fois.

2. Dans les plantes qui n'offrent pas d'alvéolisation télophasique, il devient tout à fait évident que la dualité observée à la fin de la prophase dans chaque chromosome n'est pas dérivée d'une scission qui se serait produite à la télophase précédente, puisque dans ces objets les chromosomes demeurent durant toute cette période absolument indivis. Il est vrai que l'on pourrait dire avec M^{lle} DIGBY, comme elle l'avance dans son mémoire sur les *Primula* (1912), que les moitiés longitudinales restent adhérentes l'une à l'autre depuis la télophase jusqu'à la fin de la prophase et qu'elles se sépareraient seulement à ce stade, mais nos observations montrent que cette thèse n'est basée sur *aucun fait réel* ; elle n'a certainement été envisagée par l'auteur que pour faire rentrer les plantes telles que les *Primula* dans le même cadre que celles où il *semble* exister une « scission longitudinale télophasique ».

II. La division longitudinale doit avoir lieu dans *toutes les espèces à un moment à peu près identique de la prophase*, mais si elle n'a pas toujours été signalée à un stade assez précoce et si de nombreux auteurs ne la décrivent qu'à la métaphase, c'est, pensons-nous, parce qu'elle est plus voilée durant la période de concentration des chromosomes dans certaines espèces que dans d'autres ; cela tient aussi à ce que, par suite des fixateurs défectueux qu'ils ont employés, le début du clivage leur a échappé.

(1) M^{lle} FRASER (M^{me} GWYNNE-VAUGHAN) (1914) a également figuré à la cinèse homéotypique du *Vicia Faba* un stade extrêmement clair des filaments en zigzag longitudinalement indivis (fig. 27 de son mémoire).

Si, dans les Filicinées à gros chromosomes, la division est la plupart du temps assez apparente durant toute la fin de la prophase, il n'en est plus de même pour les types à petits chromosomes, comme les *Azolla* et *Salvinia*, ou ceux à chromosomes grêles, comme chez les *Polypodiacees*, les chromosomes semblant à cette dernière période tout à fait homogènes; cependant dans le *Polypodium aureum*, en particulier, la division m'a toujours paru discernable. Cet aspect d'homogénéité a été interprété par quelques cytologistes, HOTTES (1901), M^{elle} BONNEVIE (1908, 1911) et GATES (1912), comme le fait d'une soudure des deux moitiés-filles, la division qui se produirait ultérieurement étant indépendante de la première (1). Nous devons dire que, dans les Polypodiacees, la fente qui *semble* réapparaître au début de l'anaphase, n'a nullement, comme je l'ai mentionné déjà à propos du *Pteris cretica*, les caractères d'une nouvelle scission, mais bien ceux d'une division ancienne ayant été momentanément voilée.

Chez ces espèces, la division ne reste pas longtemps visible après son apparition et n'est bien facile à discerner que dans des préparations assez fortement colorées. Pour le *Dryopteris mollis*, YAMANOUCHI (1908^A, 1908^B) n'en a mentionné le début qu'au moment où les fibres fusoriales ont envahi la cavité nucléaire. Je l'ai observée, au contraire, à un stade antérieur, FIG. 95. Dans les *Osmunda cinnamomea* et *regalis*, la division est nettement marquée à partir de son début dans les filaments en zigzag jusqu'à la séparation des chromosomes-filles, surtout dans la période prophasique, FIG. 66, 67, 68, 70; il est étonnant que YAMANOUCHI (1910) ne l'ait constatée chez l'*O. cinnamomea* qu'au stade où les chromosomes se disposent en plaque équatoriale, et que FARMER et M^{elle} DIGBY (1914) prétendent que, dans l'*O. regalis*, les chromosomes sont « encore homogènes et indivis » à ce moment. De telles assertions tiennent sans aucun doute à l'emploi d'une fixation mal appropriée (par exemple la solution faible de FLEMMING, dont s'est servi YAMANOUCHI). D'ailleurs les liquides riches en acide acétique, en gonflant les chromosomes, les amènent à une coalescence intime et oblitèrent complètement la fente longitudinale déjà peu distincte par elle-même (2). Et c'est justement l'emploi d'une mauvaise fixation qui m'a fait indiquer (1912)

(1) REED (1914) admet aussi que parfois, dans l'*Allium Cepa*, la fente de division peut se fermer durant les derniers stades de la prophase, et que la scission *se reforme* ensuite par une série de vacuoles se fusionnant graduellement.

(2) M^{elle} FRASER et SNELL, dans leur étude du *Vicia Faba* (1911) pensent que la cause de l'oblitération apparente de la scission doit être due en partie à un nouvel apport de substance colorable provenant du nucléole.

pour le *Pteris multifida* que la division se produit seulement après la disparition de la membrane nucléaire; cette assertion, je le regrette, a été consignée par NICOLASI-RONCATI (1913). Comme je le disais tout à l'heure, on doit certainement attribuer à la même cause l'erreur de plusieurs auteurs qui, dans d'assez nombreuses espèces, n'ont pas observé la division avant la métaphase. Je citais, lors de l'exposé de l'état de nos connaissances à ce sujet, les *Mnium hornum*, *Psilotum triquetrum*, *Equisetum arvense* (1), *Carex aquatilis*, *Yucca*, *Primula*, *Oenothera lutea*.

L'examen des plantes dont on a repris l'étude a bien confirmé que cette soi-disant division métaphasique s'était en réalité produite *antérieurement*. Nous avons vu qu'il en était ainsi pour le *Dryopteris mollis* et l'*Osunda cinnamomea*. Dans l'*Allium Cepa*, on sait également que la division s'effectue beaucoup plus tôt que ne le décrivait SCHAFFNER (1898), bien avant l'arrangement des chromosomes dans le plan équatorial.

GRÉGOIRE (1904, 1906) pensait qu'il y a « une certaine élasticité » dans le moment d'apparition de la division, ceci suivant les noyaux envisagés et suivant les espèces. Ainsi dans le *Trillium grandiflorum*, le phénomène de division, qui aurait lieu ordinairement au cours de la concentration des chromosomes, pourrait ne se produire que lorsque ceux-ci sont devenus de structure homogène. Dans l'*Allium Porrum*, il débiterait, *en général*, dans des cordons de concentration plus avancée, tandis que dans l'*Allium Cepa*, il ne se manifesterait pas encore, *la plupart du temps*, dans des chromosomes homogènes. Cette assertion me semble inexacte, et tout me porte à croire, par l'examen de préparations d'*Allium Cepa*, que dans la fig. 19 donnée par GRÉGOIRE (mémoire de 1906), où les chromosomes ne paraissent pas encore divisés, en réalité la division a eu lieu à un stade antérieur (sans doute au même moment que dans l'*Allium Porrum*), mais elle n'est plus discernable pour les raisons que j'ai données plus haut. Il doit en être très probablement de même pour le cas de la fig. 18, relative au *Trillium grandiflorum* (mémoire de 1903).

§ II. Nature du processus de division longitudinale.

Il me paraît utile de revenir sur la nature intime du processus de division longitudinale. Nous avons vu qu'on observait, au début, dans les filaments chromosomiques de petites boutonnières claires ou très légèrement

(1) Certains chromosomes des figures données par BEER (1913) pour l'*Equisetum arvense*, par exemple les nos 3, 4 et 5, paraissent cependant assez nettement divisés!

teintées. Je ne pense pas que ces boutonnières puissent être considérées, ainsi qu'on a l'habitude de le faire, comme de véritables alvéoles. Le phénomène qui se produit à ce moment ne me paraît pas être un creusement dans le chromosome et n'intéressant pas par conséquent toute son épaisseur, mais plutôt consister en la répartition de sa substance suivant deux tractus qui deviennent aussitôt indépendants, bien que parfois reliés encore par des travées transversales. L'aspect teinté présenté très souvent par ces petites boutonnières, alors que le fond du noyau est généralement clair, pourrait laisser croire à l'existence d'une maille axiale, limitée encore sur deux faces par des parois très minces. J'ai pu me convaincre cependant qu'à des stades beaucoup plus avancés, stades où les deux filaments-filles sont, sans aucun doute, indépendants, l'espace situé entre eux peut offrir aussi une teinte grisâtre qui appartient évidemment à l'enclème nucléaire. De même que dans le processus d'alvéolisation catachromasique, je ne crois pas qu'il se produise une *fonte* chromosomique, mais bien un *écartement*.

Le clivage longitudinal ne procède pas par une scission de « *chromomères* » régulièrement disposés sur le filament, comme on l'a si souvent décrit, pas plus que par la scission des parties situées entre des « *chromomères* » successifs, suivant le mode décrit par CLEMENS MÜLLER (1911) pour le *Najas marina*. Rien en effet d'équivalent à des « *chromomères* » dans les éléments où s'effectue la division, et s'il y a çà et là des portions qui semblent plus renflées et plus faiblement colorées, ce sont, je le disais à propos de l'*Hymenophyllum tunbridgense*, des restes de parties plus épaissies des bandes alvéolisées, ou bien des points où les filaments se coudent et qui, par là même, paraissent plus épais. Les conclusions de mes recherches sur les Filicinées viennent donc corroborer entièrement les vues émises par SHARP (1914^A) dans l'étude du *Vicia Faba* et par DE SMET (1914) dans celle du *Crepis virens*.

Je ne puis souscrire à la théorie de DELLA VALLE (1912) qui ne voit dans la division longitudinale des chromosomes qu'un phénomène identique à un clivage spontané de certains cristaux ou cristalloïdes. Ainsi se segmentent, dit-il, les cristaux de phosphate acide de potassium ou de sulfate de magnésium, après refroidissement de leur solution, ou bien les cristalloïdes de *Bertholletia incana* ou de *Ricinus communis* séchés à l'air et venant à être rapidement humidifiés; de même encore les cristalloïdes des cellules interstitielles du testicule de l'Homme, qui ont une forme très rapprochée de certains chromosomes, ou les plaquettes vitellines des œufs méroblasti-

ques des Vertébrés, en particulier des Anamniens. Il n'est pas douteux que DELLA VALLE établit les comparaisons que je viens de citer, parce qu'il n'a pas observé le début de la scission des chromosomes. La division d'un chromosome est peut-être analogue comme résultat à un clivage cristallin, mais elle ne m'apparaît nullement s'effectuer par un processus semblable.

CHAPITRE IV.

La métaphase et l'anaphase.

Je n'ai pas à m'étendre très longuement sur la métaphase et l'anaphase, leur évolution, à l'inverse des autres périodes, n'ayant pas donné lieu à de nombreuses divergences d'opinions.

§ I. Forme, dimensions et insertion des chromosomes métaphasiques.

Disons tout d'abord quelques mots de la forme, des dimensions et de l'insertion des chromosomes définitifs rangés en plaque équatoriale. Ce sont, chez les Filicinées, des bâtonnets plus ou moins allongés, la plupart du temps, — tout au moins ceux qui sont situés au centre des figures, — disposés parallèlement aux fibres ou lamelles fusoriales. Dans les *Azolla* et *Salvinia*, ils sont beaucoup plus courts que dans les autres genres; vus de face, ils se montrent comme de petites masses ovoïdes ou de très courts bâtonnets, FIG. 158, 167; cet aspect, je dois le rappeler, est la conséquence de la position du chromosome, dont la majeure partie est située dans le plan équatorial, de telle sorte que de face on ne voit à peu près que son extrémité proximale.

Jamais chez les Filicinées les chromosomes n'atteignent la longueur⁽¹⁾ de ceux de quelques Phanérogames, comme *Trillium grandiflorum*; cependant dans le *Ceratopteris thalictroides* certains ont 12 μ environ. L'insertion chromosomique est de la sorte la plupart du temps terminale ou subterminale. Seuls les *Hymenophyllum tunbridgense*, *Doodia aspera* et *Dryopteris mollis* m'ont montré clairement des chromosomes à insertion médiane. Il en existe peut-être cependant dans quelques autres espèces, surtout chez les Hyménophyllacées, le *Trichomanes radicans* et l'*Hymenophyllum demissum* en

(1) Je ne reviendrai pas sur la question des différences de longueur que peuvent présenter les chromosomes; je l'ai traitée dans le chapitre II de la deuxième partie.

particulier. Dans certaines Polypodiacées, Schizéacées et Marattiacées, mais surtout chez le *Pilularia globulifera*, nous avons vu que plusieurs chromosomes ont une insertion intermédiaire.

Un point intéressant serait de savoir si le mode d'insertion des chromosomes est constant ou variable, si dans une espèce (plus exactement dans une forme systématique déterminée) les chromosomes offrent, par exemple, dans toutes les cinèses une insertion terminale, si dans telle autre qui présente des chromosomes à insertions terminale, intermédiaire ou médiane, on en observe toujours un nombre identique ayant la même insertion. Les Filicinées que j'ai étudiées sont des objets très peu favorables pour élucider cette question, les figures étant toujours peu analysables au point de vue de l'insertion des chromosomes, soit que ceux-ci, trop nombreux, se montrent par conséquent trop tassés, ou bien que, dans le cas de nombres plus faibles, comme chez l'*Hymenophyllum tunbridgense*, ils soient fort allongés et par suite presque toujours sectionnés par le rasoir.

Nous avons vu que les chromosomes présentent clairement à leur point d'insertion une partie effilée. La cause exacte de cette particularité nous échappe. Il se produit évidemment là une traction.

§ II. Groupement des chromosomes.

Un fait sur lequel je dois attirer l'attention est la *légère tendance* que présentent les chromosomes métaphasiques d'*Azolla caroliniana* et de *Salvinia auriculata* à constituer des *alignements en séries linéaires*, cf. les FIG. 223, 224, 225, 226. On sait que ce groupement particulier des chromosomes a été décrit pour la première fois dans les végétaux par STOUT (1912) chez le *Carex aquatilis*. Je l'ai retrouvé moi aussi bien caractérisé chez les *Carex plantaginea*, FIG. 263, *ligerica*, *vulpina*, *riparia* et le *Cyperus fuscus*; toutefois il n'y paraît exister qu'à la fin de la prophase et à la métaphase, car je n'ai rien vu de semblable dans les noyaux interphasiques et du début de la prophase (il est vrai que les éléments chromosomiques sont peu chromatophiles, ce qui pourrait voiler l'aspect des séries). Dans le *Juncus conglomeratus*, FIG. 264, 265, 266, on peut remarquer aussi certains alignements des chromosomes en séries linéaires (1).

Cette particularité a été observée chez quelques animaux, et DELLA

(1) La fig. xxxix, Pl. II, du mémoire de C. MÜLLER de 1912, reproduction microphotographique d'une plaque métaphasique de *Listera ovata*, offre aussi des séries linéaires de chromosomes, de même la fig. 60 (d'après KUWADA) : *Oryza sativa*.

VALLE (1912) a bien mis en évidence que lorsque les chromosomes sont nombreux et de courtes dimensions, ils ont une tendance à constituer des séries linéaires. Il en cite aussi plusieurs cas dans les cellules, en particulier l'association des mitochondries. C'est là un phénomène purement physique, comme le montrent plusieurs expériences citées par le cytologiste italien, notamment celles de FISCHER (1899) qui, précipitant de la deutéroalbumose avec le mélange d'ALTMANN, observe des groupements en séries des granules précipités, de QUINCKE (1901) qui, en coupant sur du mercure de fines suspensions de kaolin, obtient des filaments de longueur variable résultant de l'association en séries d'un nombre plus ou moins grand de granules, de PERRIN (1909) qui, en précipitant lentement avec de l'eau une solution alcoolique de résine, obtient de très petits globules qui ont une tendance notable à former des séries régulières.

Il est facile de concevoir que, au moment où se constitue le fuseau, la cavité nucléaire diminuant de volume, les éléments chromosomiques, petits et nombreux, souvent reliés par des anastomoses, auront évidemment une tendance à se grouper en séries dans un espace devenu plus étroit; il est possible que les courants qui se produisent certainement dans la cellule, lorsque le liquide fixateur y pénètre, exagèrent le phénomène. Ce n'est pas surprenant que cet arrangement puisse se produire à tous les stades de l'évolution chromosomique, puisqu'il est de nature essentiellement physique et non vitale, ou bien encore que ce processus, s'il est surtout prémétaphasique, se conserve aux stades ultérieurs.

La question de distribution des chromosomes nous amène naturellement à envisager celle des appariements.

Si l'on voit, dans quelques cas, des chromosomes de même taille et de forme sensiblement identique, placés côte à côte et se correspondant deux à deux, cela veut-il signifier que ces chromosomes sont réellement des éléments homologues, d'origine parentale différente, ayant conservé cette disposition depuis la fécondation, au cours de l'évolution sporophytique? Et, si tous les chromosomes ne sont pas ainsi groupés, n'y aurait-il qu'une *simple tendance à un appariement*?

J'ai longtemps cru à la justesse de cette interprétation, mais, par la suite, j'ai reconnu qu'elle n'était guère admissible. En effet, l'examen de très nombreuses figures m'a laissé bien sceptique pour ce qui est de la fréquence des chromosomes *semblant* appariés; d'autre part, la croyance certaine que les chromosomes sont, dans leur distribution, soumis surtout à

une action physique a fini par ébranler ma conviction primitive. J'ai observé notamment un fait qui mérite, je crois, d'être rapporté : de très petits corps, par exemple des fragments de crins de quelques millimètres de longueur, surnageant un liquide, affectent, après agitation, outre un certain arrangement en séries, souvent une disposition en **V**. Or, nous rencontrons fréquemment dans les figures de métaphase de tels **V** que l'on peut prendre pour de réels chromosomes appariés, si les deux éléments sont de taille égale!

A mon avis, rien ne prouve qu'il existe un appariement *véritable*, même de quelques éléments, dans les noyaux somatiques des Filicinées.

Il en est sans doute de même chez la grande majorité des autres végétaux. Ceci résulte d'abord de mes observations sur un certain nombre de Phanérogames (principalement sur *Phragmites communis*, divers *Festuca*, divers *Carex*, *Juncus conglomeratus*, *Lemna gibba*, *Ranunculus Flammula*, *Pisum sativum* subsp. *hortense*, *Bellis perennis*) et ensuite de l'examen des figures données par différents auteurs. Je citerai, en particulier, celles de CLEMENS MÜLLER (1912), concernant diverses espèces dont j'ai précédemment fait mention dans l'exposé historique de la question des appariements, car il est à remarquer que plusieurs des chromosomes soi-disant appariés ne paraissent pas toujours parfaitement superposables. BONNET (1911^A) a bien montré que dans le *Yucca gloriosa*, espèce présentant la plus grande similitude pour le nombre et la disposition des chromosomes avec celles qu'avait étudiées CLEMENS MÜLLER en 1909, d'abord le groupement par paires des microchromosomes était impossible à mettre en évidence et, quant à celui des 10 mégachromosomes, il n'était pas l'expression de la réalité et ne constituait qu'une apparence due au hasard. Il a observé des groupes de 3, 4, 5 chromosomes et aussi des chromosomes isolés auxquels on ne pouvait trouver un partenaire; c'est ce qui ressort également, dit-il, de l'examen de certaines figures de MÜLLER, qui » ne paraissent nullement démonstratives «.

Il est possible que chez quelques espèces existe un réel appariement des chromosomes, mais dans ces cas il sera toujours difficile de faire la part du phénomène vital d'accouplement de celui qui est sous la dépendance de causes purement physiques.

Néanmoins, ces appariements ne seraient qu'une exception et je crois que l'on peut énoncer comme principe que les chromosomes des noyaux sporophytiques sont disposés sans ordre apparent.

§ III. Séparation des chromosomes-filles.

Les moitiés-filles dont sont constitués les chromosomes de la métaphase, d'abord ordinairement peu distinctes, tellement elles sont proches, ne tardent pas à se séparer. Le processus débute dans la région d'insertion fusoriale. De même que GRÉGOIRE (1912^A, 1912^B), SHARP (1914^A), DE SMET (1914) pour les Phanérogames, j'ai été conduit par l'étude des Filicinées à rejeter, comme sans fondement, la thèse de DEHORNE (1911) concernant les phénomènes de la séparation des chromosomes. On voudra bien se reporter à mes observations et aux figures que je donne pour l'*Hymenophyllum tunbridgense*, FIG. 32 et 33, l'*Osmunda regalis*, FIG. 72, et le *Pteris cretica*, FIG. 89, figures ne laissant aucun doute sur le bien-fondé de l'interprétation classique. Celle-ci doit évidemment s'appliquer à toutes les espèces (1) et la restriction formulée à cet égard par DELLA VALLE (1912) me semble très exagérée. On ne peut affirmer, prétend-il, que les deux moitiés en lesquelles se scinde un chromosome se dirigent constamment vers les deux pôles opposés du fuseau. Toutefois il ajoute que certainement l'interprétation de DEHORNE n'a pas une valeur générale.

Au sujet de cette séparation des chromosomes, j'aurais encore à émettre quelques réflexions que me suggère le texte et l'examen des figures de BEER (1913) sur l'*Equisetum arvense*. Cet auteur, nous l'avons déjà vu, n'a constaté la division longitudinale des chromosomes qu'à la métaphase, fig. 6 de son mémoire. Lorsque les moitiés-filles, dit-il, commencent à se séparer l'une de l'autre, bien que fréquemment adhérentes ou très proches à leur extrémité distale, elles sont déjà largement écartées à leur extrémité proximale; dans ces cas on a des aspects en forme de boucle, ainsi qu'on le voit dans la fig. 7. Les moitiés longitudinales que BEER considère comme se séparant et affectant alors une « loop-like structure » ne représentent certainement que des chromosomes entiers groupés par deux. J'en trouve une preuve dans la grande similitude des aspects offerts par l'*Equisetum arvense* avec ceux des Polypodiacées que j'ai étudiées : les *Saccoloma domingense*, FIG. 197, *Dennstædtia cornuta*, FIG. 198^A, *Adiantum capillus-Veneris*, FIG. 204, *Pteris cretica*, FIG. 208 et 209, *P. tremula*, FIG. 214^A, montrent no-

(1) Je dois mentionner que les *Ephedra fragilis*, *Picea excelsa*, *Zea Mays*, *Triticum sativum*, *Ranunculus Ficaria*, *Helleborus niger*, *Delphinium pictum*, *Lens culinaris*, *Statice arborescens*, *Bellis perennis*, *Leucanthemum vulgare*, *Tanacetum vulgare*, *Helianthus annuus* m'ont montré des aspects très caractéristiques de dissociation des chromosomes-filles.

tamment des aspects chromosomiques en boucle. Des chromosomes dont les extrémités distales sont encore rangées à l'équateur n'affectent jamais des écartements aussi considérables de leurs moitiés, peut-être plus de trois microns, d'après les dessins du cytologiste anglais; ce serait un exemple sans précédent dans les cas normaux. La fig. 7 est évidemment antérieure à la fig. 6 et la légère fente que l'on constate dans les chromosomes centraux est bien celle du début de la séparation des moitiés. Peut-être doit-on attribuer cette particularité à une défectuosité dans la reproduction du dessin; de plus, deux soi-disant moitiés longitudinales de la partie inférieure de la figure sont représentées avec une ligne plus claire suivant l'axe du chromosome, ligne qui indiquerait leur nature double.

Nous avons déjà mentionné les particularités de structure que présentent les chromosomes de certaines espèces; nous n'y reviendrons pas ici.

§ IV. Le tassement polaire.

Les chromosomes, tassés au pôle, à la période ultime de l'anaphase, conservent certainement toute leur indépendance, malgré les dires de certains auteurs. Nous reparlerons du reste de ce point lorsque nous exposerons la thèse d'autonomie chromosomique. Le phénomène de tassement polaire n'est pas dû à l'action du liquide fixateur, ainsi que le prétend LUNDEGÅRDH (1912^A). Je partage entièrement à ce sujet l'opinion contraire émise par SHARP (1914^A) dans son étude sur le *Vicia Faba*, puisque, comme ce cytologiste, j'ai retrouvé moi aussi ces figures de tassement dans toutes les espèces que j'ai étudiées, avec tous les fixateurs que j'ai employés et dans toutes les cellules de n'importe quelle région d'un méristème, en particulier dans celles présentant les caractères d'une bonne fixation. Ce phénomène s'explique tout naturellement par ce fait que les chromosomes, arrivant au pôle, se trouvent resserrés aux extrémités du fuseau qui sont toujours plus ou moins étroites. Il est évident cependant que les réactifs gonflants, comme ceux qui contiennent une proportion assez notable d'acide acétique, exagèrent ce tassement, où, souvent, il n'est alors guère facile, surtout dans des préparations fortement colorées, de distinguer les limites des chromosomes. De tels aspects expliquent sans doute l'erreur des auteurs qui admettent la formation d'un grumeau chromatique, quelque peu comparable à celui du synapsis.

CHAPITRE V.

Constitution et structure de l'élément chromosomique.

1. Chromatine et linine.

Un grand nombre de cytologistes admettent que les éléments chromosomiques sont constitués de deux substances distinctes, non seulement au point de vue chimique, mais encore morphologiquement, l'une achromatophile, la *linine*, et l'autre prenant fortement les colorants, la *chromatine*.

Ce serait surtout au stade de « réseau » et au début de la prophase que la double distinction morphologique entre chromatine et linine se manifesterait le plus nettement, les filaments chromosomiques qui emplissent alors le noyau étant de nature lininienne et portant de place en place des corpuscules chromatiques; dans les chromosomes définitifs, la chromatine voilerait complètement le substratum de linine; cependant OVERTON (1909^B) admet, comme nous l'avons vu, que le « spirème » prophasique du *Podophyllum peltatum* serait formé d'éléments chromatiques séparés par des portions achromatiques.

Pour certains auteurs même, comme FARMER (1907) et REED (1914), le noyau quiescent, indépendamment des nucléoles, ne renfermerait qu'un réseau de linine de consistance gélatineuse, semblant, d'après REED, différer très peu de celui du cytoplasme, et baignant dans un milieu plus fluide, la *paralinine*. Lorsque le noyau va entrer en division, la linine s'imprégnerait de la chromatine jusqu'alors contenue dans les nucléoles. La chromatine ne serait pas également distribuée à travers le filament de linine, mais elle se montrerait régulièrement organisée en petits renflements discontinus constitués alors de linine, formant substratum, et de chromatine; ces renflements sont les *chromomères* que FARMER, après bien d'autres, STRASBURGER en particulier, considère comme des *unités morphologiques* distinctes.

GRÉGOIRE a vivement combattu cette manière de voir à différentes reprises, tant pour les noyaux somatiques que maturatifs⁽¹⁾. Il admet toutefois (1906) que les éléments chromosomiques sont peut-être formés de deux substances, mais qu'en tous cas, la matière chromatique ne se manifeste jamais « à l'examen microscopique, sous forme de *corpuscules distincts*, au-

(1) MARTINS MANO (1905), M^{lle} BONNEVIE (1908), STOMPS (1910), LUNDEGÅRDH (1912 B), SHARP (1914 A), SAKAMURA (1914), entre autres, y sont également hostiles.

tonomes, nettement définis, comparables en quelque sorte à des cristallisations, portées (aussi indépendamment que des perles par un fil) sur la trame achromatique et *constituant des unités morphologiques, des organites indépendants* ». L'éminent cytologiste belge pense que la substance chromatique *imprègne* un substratum achromatophile. La trame des noyaux jeunes, dit-il, est entièrement imprégné de chromatine, mais plus tard dans les noyaux âgés (par exemple dans la zone de grand allongement des racines d'*Allium* et encore plus clairement dans le connectif des anthères de *Lilium speciosum*), il peut arriver qu'abandonnant certaines parties du substratum, la substance chromatique tende à s'accumuler en divers points, aux croisements nodaux, en particulier.

BERGHS (1909) s'est rallié à cette manière de voir après l'étude qu'il a faite des *Marsilea*; LUNDEGÅRDH (1910, 1912^A, 1912^B, 1912^C) est aussi de cet avis.

Nous sommes également en présence d'une troisième interprétation; c'est celle émise par VAN WISSELINGH (1899), et reprise en particulier par YAMANOUCHI dans son étude du *Dryopteris mollis* (1908^A) et de l'*Osmunda cinnamomea* (1910). D'après ces auteurs, les filaments sont uniquement formés de substance chromatique, substance plus compacte en certains points qui prennent dès lors plus fortement le colorant que les parties moins denses. YAMANOUCHI, il est vrai, n'a étudié que les noyaux en voie de division et ne parle pas de la structure âgée.

SHARP (1914^A) est plutôt d'une opinion éclectique au sujet de la constitution des éléments chromosomiques. Bien que rien ne lui semble révéler la présence de deux substances, il pense que si réellement elles existent, comme certains auteurs croient en avoir obtenu l'évidence, l'une, la substance du substratum, est imprégnée par l'autre, la matière chromatique, de la même façon que le corps d'un chloroplaste est imprégné par la chlorophylle.

Passons d'abord en revue les structures aux différentes périodes de l'évolution cinétique, surtout catachromase et anachromase. Nous verrons, bien qu'elles aient été envisagées par différents auteurs comme susceptibles de démontrer la dualité de nature des chromosomes, que l'examen de ces structures n'apporte aucune preuve de ce fait.

Ainsi que je disais à propos de l'*Hymenophyllum tunbridgense* et du *Pteris cretica*, si les renflements que l'on constate dans les éléments chromosomiques, à la *télophase*, semblent de prime abord des granules fortement

colorés et indépendants, reliés par des tractus moins chromatophiles, surtout dans les préparations trop décolorées, ce qui, entre parenthèses, pourrait suggérer l'idée de l'existence de corpuscules chromatiques *indépendants* et fixés sur un filament de *nature différente*, ces aspects ne correspondent pas à la réalité, puisqu'en faisant varier la vis micrométrique, même dans ces cas de noyaux peu colorés, on voit les amas plus colorés aller en s'atténuant pour faire corps avec le reste du filament. Le chromosome paraît, aussi bien lorsqu'il est alvéolisé (1) que lorsqu'il ne l'est pas, n'être formé que d'une seule substance, et évidemment on ne peut considérer les parties plus épaissies comme constituées de chromatine et les parties minces, y compris les anastomoses qui relient les divers chromosomes, comme faites de linine.

Les éléments chromosomiques de l'*interphase* offrent la même constitution, comme nous l'avons vu, et prétendre qu'ils forment un fin réticulum, analogue à celui du cytoplasme, entièrement achromatophile, ainsi que le veulent FARMER et REED, est absolument inadmissible. C'est ce qui ressort de toutes mes recherches et en particulier de celles sur l'*Allium Cepa*, étudié précisément par REED. Une semblable interprétation ne peut être basée que sur l'examen de préparations defectueusement colorées; on sait qu'à ce moment les éléments chromosomiques se colorent avec plus de difficulté, ou plus exactement retiennent moins bien le colorant qu'aux autres périodes.

La présence de deux substances indépendantes ne nous est pas davantage révélée par l'étude des noyaux en *prophase*; il n'y a qu'à se reporter à nos diverses observations, où j'ai révélé l'inexistence de ces « *chromomères* », de ces disques régulièrement alignés, si souvent décrits ou consignés dans la plupart des manuels classiques.

Mais si la chromatine et la linine ne sont pas indépendantes, n'existent-elles pas réellement, la chromatine formant pour aussi dire corps avec un substratum chromatophile, comme le pensent GRÉGOIRE, BERGHS, LUNDEGÅRDH? Cela me paraît bien l'expression de la réalité et je vais en donner quelques preuves.

Chez beaucoup de Polypodiacées, dans les noyaux interphasiques de la racine, aussi bien dans le périblème et le dermatogène que dans le calyptrogène de la région proche de l'initiale, on observe, sur les filaments

(1) Il ne me semble guère plausible d'admettre que les espaces interalvéolaires représentent le substratum achromatophile abandonné par la chromatine qui s'est dispersée en parois d'alvéoles.

chromosomiques, des points plus volumineux que les parties nodales ordinaires et bien plus vivement colorés (FIG. 244 et 245, relatives au *Woodwardia radicans*, et FIG. 249, relative au *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata*); il se forme ainsi de petites gouttelettes plus ou moins arrondies qui deviennent vite indépendantes des filaments qui leur ont donné naissance, et auxquelles on peut appliquer le nom de « caryosomes » (1). En suivant les noyaux de la région méristématique vers les parties plus âgées, nous constatons l'augmentation du nombre et du volume de ces corpuscules, FIG. 247, 248, 251, 252 (2); ainsi dans les noyaux de la zone de grand allongement, ils arrivent à prendre une large place à côté des nucléoles et il semble que la substance chromatique des éléments chromosomiques s'est en grande partie portée sur ces corpuscules, car le « réseau » devient très pâle, souvent à peine distinct, FIG. 248, 252. Il y a donc lieu de tirer de ceci deux constatations importantes : 1° il se produit un écoulement de substance à partir des filaments chromosomiques, phénomène qui n'est pas sans présenter d'analogie avec la formation très probable du nucléole, au cours de la catachromase; 2° dans les noyaux âgés, la structure chromosomique devient fort imprécise, formée de filaments presque achromatophiles, tandis que les « caryosomes » dont nous venons de parler sont fortement chromatophiles.

De ces faits, nous pouvons facilement conclure que *la matière dont est constitué l'élément chromosomique n'est pas unique, qu'il existe un substratum achromatophile ou peu chromatophile, substratum imprégné par une autre substance, celle-la chromatophile*. Cette dernière substance, d'ordinaire, forme complètement corps avec le substratum, de telle sorte qu'il semble que les éléments sont de nature *simple*, mais elle peut dans certains cas, abandonner son support. Cela ne veut pas dire que d'une part la substance imprégnée, d'autre part la substance imprégnante ne peuvent être elles-mêmes des complexes de corps chimiques. Il est en effet probablement sans fondement de croire que la matière chromosomique n'est constituée simplement que de deux corps : *linine* et *chromatine*. Ainsi peut-on dire

(1) Lorsque les noyaux qui renferment ces « caryosomes » se divisent, j'ai remarqué (cela est particulièrement clair chez le *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata*) que ces corpuscules sont rejetés, à la métaphase, à la limite du fuseau et du cytoplasme, FIG. 253, et qu'ils existent de même aux stades de télophase dans le cytoplasme voisin des chromosomes-filles, FIG. 254. La forme vacuolaire caractéristique qu'ils présentent ne permet guère de confusion avec des éléments chondriosomiques; du reste, dans mes préparations aucune mitochondrie n'était apparente.

(2) Dans quelques espèces, surtout *Dryopteris spinulosa* et *D. Filix-mas*, ils deviennent vacuolisés, FIG. 250, 251, 252; ceci ne se produit qu'exceptionnellement dans le *Woodwardia radicans*, FIG. 246.

que la substance du nucléole est de la chromatine identique à celle qui imprègne les chromosomes, ou bien une ou plusieurs substances chromosomiques différentes, qui, à la catachromase, servent à la reconstitution des nucléoles et sont reprises, à l'anachromase, par les chromosomes, pour leur édification? Toutes ces questions restent, — et resteront sans doute encore longtemps, — des énigmes.

2. Consistance de l'élément chromosomique. Est-il pourvu d'une membrane?

Les éléments chromosomiques se révèlent à nous comme étant d'une consistance quelque peu *visqueuse* et *fluente*, ainsi que l'ont fait déjà remarquer entre autres PFEFFER (1897), FISCHER (1899), GRÉGOIRE et WYGAERTS (1903, 1904), M^{lle} FRASER et SNELL (1911); cette particularité est bien mise en évidence par les faits suivants : l'alvéolisation ou l'étirement qu'ils subissent à la catachromase, les anastomoses qui se développent aussi à ce moment et proviennent d'un accollement et d'un étirement subséquent, les processus de l'anachromase avec les phénomènes de « coulure » qui se produisent dans les différentes parties pour arriver à la constitution des filaments en zigzag, les anastomoses entre chromosomes à la métaphase, représentant sans doute des connexions de néo-formation, l'étirement que l'on constate assez fréquemment aux points d'insertion des chromosomes avec les fibres ou lamelles fusoriales, enfin la facilité avec laquelle ils se laissent gonfler sous l'influence de certains réactifs produisant des empâtements de leur structure.

Toutefois les éléments chromosomiques semblent posséder une certaine *résistance*, au moins pendant quelque temps. Jamais, au tassement polaire, ces éléments ne perdent leur individualité; ils ne se fusionnent pas, ils ne s'aboutent pas les uns aux autres, comme on l'a si souvent prétendu. Nous nous demandons si la matière nucléolaire, se portant sur les chromosomes durant l'anachromase, ne contribuerait pas à assurer à ceux-ci la certaine rigidité qu'on constate chez eux précisément à partir de la fin des processus d'anachromase.

Les chromosomes sont-ils pourvus d'une membrane, ou d'une partie externe plus condensée, à un certain moment de leur évolution?

CARNOY (1884), chez les animaux et chez les végétaux (*Paris quadri-folia*, en particulier), en admettait l'existence et se représentait le noyau à l'état quiescent comme renfermant un petit « boyau ou filament tortillé de nucléine », formé d'un étui mince, mais résistant, de matière plastinienne

dans lequel se trouve la nucléine, tantôt occupant tout le boyau, tantôt retirée contre sa paroi, tantôt localisée sous forme de disques superposés.

JANSSENS partage cette opinion dans son étude des Tritons (1901) et, à la télophase, décrit, comme nous l'avons déjà vu, un filament d'origine endogène « appliqué contre la paroi interne de la membrane du boyau nucléinien ». Certains cas de discontinuité des chromosomes lui démontrent également l'existence d'une « membrane très mince qui constitue la gaine de plastine du boyau nucléinien ». Nous reparlerons dans un instant de cette dernière observation.

Chez les végétaux, seul BOLLES LEE, depuis l'époque de CARNOY, a admis la présence d'une membrane chromosomique, ceci à la suite de son étude sur le *Paris quadrifolia* (1913). Il indique, comme JANSSENS, la transformation catachromasique du chromosome « par condensation de la substance chromosomique, selon une ligne spiralée, en dedans de la membrane du chromosome. Car je suis très porté à croire que ces chromosomes sont revêtus d'une membrane ».

Si la présence d'une membrane peut être mise en doute à l'anachromase, au moment où les chromosomes présentent chez beaucoup d'espèces une surface épineuse, il n'est guère contestable qu'un peu plus tard, lorsqu'ils ont achevé leur condensation, se différencie une partie externe un peu plus résistante, mais qui doit disparaître ou tout au moins se ramollir durant les processus de catachromase.

Les diverses observations que j'ai faites concernant les cas de solutions de continuité de la substance chromosomique semblent bien plaider en faveur d'une telle interprétation.

3. Solutions de continuité de la substance des chromosomes.

Les solutions de continuité de la substance des chromosomes sont, comme nous l'avons vu, fréquentes dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*. J'en ai observé aussi, mais plus rarement, dans les *H. asplenoides* et *demissum*, alors qu'il ne m'a pas été donné d'en rencontrer chez d'autres Hyménophyllacées : *Hymenophyllum fucoides*, *Trichomanes reniforme*, *Colensoi* et *radicans*. Parmi les Polypodiacées, les Osmundacées et les Marattiacées, j'en ai noté dans le *Phyllitis Scolopendrium* forma *crispum*, le *Polypodium vulgare*, l'*Osmunda cinnamomea*, ainsi que dans l'*Angiopteris d'Urvilleana*; mais ce sont là des exceptions. Les espèces des autres familles ne m'en ont fourni aucun exemple (1).

(1) Parmi les Phanérogames que j'ai étudiées, je n'ai observé de solutions de continuité que dans le *Picea excelsa* et le *Galtonia candicans*.

Je rappellerai que cette particularité est visible à la fin de la prophase, mais surtout à la métaphase et à l'anaphase; sans doute se produit-elle au stade des filaments en zigzag, mais l'enchevêtrement et le faible calibre des éléments, à ce moment, constituent un obstacle pour en observer le début.

Le chromosome semble avoir été coupé, comme avec un rasoir, en deux ou plusieurs tronçons, FIG. 27, 28, 31, 36, 191, 200, 219, 235; toutefois ces tronçons ne sont pas entièrement libres, puisque l'espace clair qui les sépare est encore limité par une très fine ligne chromatique ou même dans quelques cas, FIG. 192, par un tractus relativement épais. Je ne saurais trop insister sur ce fait que presque jamais le chromosome ne présente une section complète, bien qu'un examen superficiel paraisse l'indiquer, car si la ténuité relative des chromosomes des *Phyllitis Scolopendrium forma crispum*, FIG. 219, *Polypodium vulgare*, FIG. 122, et *Angiopteris d'Urvilleana*, FIG. 235, ne permet pas de l'affirmer, par contre il est indiscutable dans les espèces à gros chromosomes; je ne veux pas dire cependant que cette particularité ne puisse exister, comme cela peut-être a lieu dans la partie gauche de l'échancrure du chromosome 1 de la FIG. 192 (*Hymenophyllum tunbridgense*).

Ce phénomène ne peut dépendre que d'une sorte de rétraction de la substance chromosomique à l'intérieur d'une gaine du chromosome, celle-ci constituée par une mince couche de condensation périphérique.

Divers auteurs ont signalé tant chez les végétaux que chez les animaux, de semblables solutions de continuité des chromosomes, mais seuls, à notre connaissance, JANSSENS (1901), pour le *Triton punctatus*, et GATES (1920), pour les *Enothera*, ont décrit, dans certains cas (1), ce que nous avons très

(1) « Les V des couronnes polaires, dit JANSSENS, semblent interrompus à certains endroits, p. e. en B, fig. 80. Il est cependant évident que les blocs B' et B'' appartiennent à un même chromosome. En A, l'interruption existe, mais elle n'est pas aussi complète. On y voit encore, quoique très faiblement, la membrane très mince qui constitue la gaine de plastine du boyau nucléinien. Pour nous rendre compte de tels phénomènes, nous devons dire qu'il y a certainement dans les cellules des détails qui n'apparaissent pas et qui cependant existent. Pour qu'un élément cellulaire apparaisse, il faut 1° qu'il ait des dimensions qui ne descendent pas au-dessous de la limite de la visibilité; 2° s'il a des dimensions convenables, il devra être constitué ou bien par une substance qui prend les matières colorantes que la technique actuelle met à notre disposition, ou bien avoir un indice de réfraction sensiblement différent du milieu dans lequel il se trouve. Supposons que la gaine du boyau nucléinien ne remplisse pas ces conditions, nous ne la verrons que quand elle renfermera une substance chromatophile et seulement aux endroits où cette substance sera présente. Nous sommes persuadé qu'à des endroits, comme B et C, fig. 80, l'une de ces conditions ne se trouve pas remplie et nous ne serions pas étonné si c'était la première. Cette membrane doit en effet être d'une extrême finesse. Les fig. 70 et 71, qui montrent des chromosomes à la couronne équatoriale, s'interpréteraient très facilement, si on supposait que les interruptions de chromosomes ne sont qu'apparentes et que leur gaine existe, mais est invisible ».

nettement observé dans l'*Hymenophyllum tunbridgense*, c'est-à-dire la fine ligne réunissant les parties des chromosomes qui paraissent isolées. Les autres auteurs ne mentionnent pas dans leurs descriptions ni ne figurent dans leurs dessins cette particularité, lorsque les chromosomes somatiques offrent pareillement des solutions de continuité ou scissions transversales, par exemple GRÉGOIRE et WYGAERTS (1904) pour le *Trillium grandiflorum*, LUNDEGÅRDH (1910) pour l'*Allium Cepa*, M^{lle} FRASER et SNELL (1911) et SHARP (1914^A) pour le *Vicia Faba*, KOWALSKI (1904) et DELLA VALLE (1907) pour la larve de Salamandre; tels aussi ROSENBERG (1909) et M^{lle} DIGBY (1914) pour les chromosomes maturatifs du *Crepis virens*, à l'anaphase hétérotypique et homéotypique.

SAKAMURA (1920) a figuré dans les chromosomes somatiques de plusieurs espèces (*Triticum monococcum*, *Fritillaria camtschatensis*, divers *Vicia*, *Lathyrus vernus*, *Lens culinaris*, *Pisum sativum*), — et il signale aussi cette particularité pour les chromosomes maturatifs, — des étranglements qui peuvent se trouver localisés soit au point d'insertion fusoriale soit en d'autres places; GATES (1920) a fait des constatations semblables pour les chromosomes des *Oenothera*. De mon côté, j'ai pu observer des aspects identiques au point d'insertion de certains chromosomes de l'*Hymenophyllum tunbridgense*; ceux du *Pisum sativum* subsp. *hortense* et surtout du *Listera ovata* m'en ont offert des exemples beaucoup plus démonstratifs.

DELLA VALLE, dans le mémoire qu'il a consacré aux chromosomes en tétrades des noyaux somatiques et aux scissions transversales (1907), considère ces dernières comme résultant de l'effet d'une répulsion mutuelle des éléments chromatiques de chromosomes insuffisamment organisés, qui tendent à constituer des groupements de moindre importance.

Cette segmentation des chromosomes, dont la cause est, à mon avis, ou bien (dans le cas des éléments des Filicinées) l'inégalité de répartition de la substance chromatique à l'intérieur de la gaine d'enveloppe, — celle-ci pouvant alors dans quelques cas, sans doute assez peu fréquents, arriver à se briser complètement, — ou bien (dans le cas de chromosomes étranglés) un étirement produit dans des chromosomes de nature plus fluente que les autres, me semblerait une tendance manifeste chez certaines espèces à l'individualisation de microchromosomes. D'autre part, ces faits pourraient peut-être militer en faveur de cette idée que chaque chromosome est réellement composé d'une réunion d'entités d'ordinaire intimement associées les

unes aux autres, mais pouvant parfois, sous l'influence de causes pathologiques, comme le pense DELLA VALLE, devenir isolées.

Je dois rappeler l'aspect singulier que j'ai observé dans quelques chromosomes métaphasiques de l'*Hymenophyllum demissum*, FIG. 41, dont la substance est ou bien disposée en masses irrégulières, faisant songer un peu à la spiralisation endogène décrite par JANSSENS (1), ou bien pour ainsi dire segmentée.

Peut-être faut-il voir là, comme dans les cas précédents, l'effet d'une inégalité de répartition de la substance chromosomique à l'intérieur de la gaine du chromosome, qui ici se montre avec la plus grande netteté. Ces aspects, à mon avis, ne doivent pas être imputés à l'action du fixateur, puisque des chromosomes de la même plaque équatoriale offrent le facies qu'ils présentent d'habitude, mais bien à une insuffisance de la substance chromosomique, qui ne remplit plus le « boyau ».

CHAPITRE VI.

La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées.

L'autonomie et le nombre des chromosomes.

§ I. La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées.

Il m'a paru utile de réunir en un tableau tous les nombres chromosomiques (diploïdiques) connus des Filicinées, ce qui peut permettre plus facilement de rechercher s'il existe des relations entre ces nombres. Je n'ai pas mentionné les chiffres donnés pour certaines formes aposporiques-apogames.

Nombres diploïdiques	ESPÈCES
8	<i>Salvinia natans</i> .
16	<i>Salvinia natans</i> .
24 (nombre probable)	* <i>Hymenophyllum tunbridgense</i> (2).
26	* <i>Pilularia globulifera</i> .
32	<i>Marsilea Drummondii</i> , <i>M. elata</i> , <i>M. hirsuta</i> , <i>M. macra</i> , <i>M. nardu</i> , * <i>M. quadrifolia</i> , <i>M. vestita</i> .
40 (20 × 2)	<i>Osmunda regalis</i> var. <i>palustris</i> forma <i>aurea</i> .

(1) Comparer en effet la fig. précitée avec la fig. 80 du mémoire de JANSSENS (1901).

(2) Les espèces dont les noms sont précédés d'un astérisque ont été étudiées par moi-même.

Nombres diploïdiques	ESPÈCES
42 (nombre probable)	* <i>Leptopteris superba</i>
44	* <i>Osmunda regalis</i> var. <i>obtusiuscula</i> et var. <i>Plumieri</i> , <i>O. cinnamomea</i> .
48	* <i>Azolla caroliniana</i> .
env. 48	* <i>Salvinia natans</i> .
60	* <i>Pteris cretica</i> .
env. 62	* <i>Adiantum capillus-Veneris</i> .
64	<i>Cystopteris fragilis</i> , <i>Onoclea sensibilis</i> , <i>Fadyenia Hookeri</i> , * <i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Ph. scolopendrium</i> × <i>Ceterach officinarum</i> , <i>Asplenium marinum</i> , * <i>Woodwardia radicans</i> , « <i>Adiantopsis capensis</i> », * <i>Pteris dentata</i> , <i>P. tremula</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> — * <i>Salvinia auriculata</i> .
env. 72	* <i>Polypodium aureum</i> — * <i>Marattia fraxinea</i> .
entre 76 et 80	<i>Athyrium Filix-femina</i> .
env. 80	<i>Trichomanes trigonum</i> — * <i>Pteris cretica</i> var. <i>albo-lineata</i> — * <i>Angiopteris evecta</i> , * <i>A. d'Urvilleana</i> .
env. 90	* <i>Saccoloma domingense</i> — * <i>Lygodium japonicum</i> .
env. 92	* <i>Dennstaedtia cornuta</i> .
entre 80 et 120	
(entre 40 × 2 et 60 × 2)	<i>Helminthostachys zeylanica</i> .
env. 110	* <i>Pteris multifida</i> .
env. 114	* <i>Adiantum cuneatum</i> .
env. 120	<i>Alsophila excelsa</i> (env. 60 × 2) — * <i>Pteris cretica</i> var. <i>Ouvrardii</i> .
env. 124	* <i>Asplenium Adiantum-nigrum</i> subsp. <i>nigrum</i> var. <i>argutum</i> .
entre 120 et 130	<i>Dryopteris hirtipes</i> , <i>Polystichum falcatum</i> (entre 60 et 65 × 2), <i>Adiantum cuneatum</i> , <i>Pteris tremula</i> .
env. 130	* <i>Dryopteris Filix-mas</i> subsp. <i>eu-Filix-mas</i> var. <i>crenata</i> et var. <i>Borreri</i> , * <i>D. spinulosa</i> subsp. <i>dilatata</i> var. <i>oblonga</i> .
128 et 132	<i>Dryopteris mollis</i> .
env. 140	* <i>Ceratopteris thalictroides</i> .
env. 138	* <i>Alsophila excelsa</i> .
env. 144	<i>Dryopteris Filix mas</i> subsp. <i>eu-Filix-mas</i> var. <i>Borreri</i> (« <i>Lastrea pseudo-mas</i> »), * <i>Oleandra articulata</i> .
env. 160 (80 × 2)	<i>Polystichum falcatum</i> .
env. 180 (env. 90 × 2)	<i>Polypodium vulgare</i> (type et forma <i>cornubiense</i>).
env. 190	* <i>Pteris tremula</i> .
entre 190 et 210	× <i>Polypodium Schneideri</i> .
(entre 95 et 105 × 2)	
entre 200 et 240	<i>Ophioglossum reticulatum</i>
(entre 100 et 120 × 2)	

L'étude du nombre chromosomique chez les Filicinées conduit en particulier aux constatations suivantes :

1° Le nombre diffère de famille à famille, de genre à genre et d'espèce à espèce d'un même genre.

Si parfois un même nombre paraît propre à un genre, par exemple celui de 32 (diploïdique) pour les *Marsilea* (STRASBURGER, 1907), la plupart du temps il n'est pas identique chez les diverses espèces d'un genre. Je citerai entre autres les *Adiantum*, *Pteris*, *Polypodium*, *Salvinia*.

2° Le nombre diffère parfois pour des races d'une même espèce, comme le *Pteris cretica*. Dans l'*Osmunda regalis* var. *obtusiuscula* et *Plumieri*, le nombre diploïdique est de 44 et dans le var. *palustris* (forma *aurea*) 20×2 [ce dernier chiffre d'après M^{lle} DIGBY (1919)]. J'ai précédemment indiqué qu'il paraît en être de même chez le *Pteris tremula* et chez le *Salvinia natans*. Tout au moins cette dernière plante ne semble pas être variable dans ses caractères externes et les trois races, comportant des nombres différents, doivent correspondre à des races uniquement *cytologiques*. Ces cas sont peut-être plus fréquents qu'on ne le suppose, bien que la littérature botanique n'en comporte encore aucun exemple.

Ainsi que le remarque fort justement WINGE (1917), lorsqu'il s'agit de rechercher, dans des cas critiques, les relations possibles entre des unités systématiques assez voisines, le nombre chromosomique pourra apporter un argument final important.

Il serait bien prématuré d'essayer, avec la faible quantité de renseignements que nous possédons, de définir des relations entre les nombres chromosomiques dans le groupe des Filicinées, comme l'a tenté WINGE (1917) pour certaines familles de Phanérogames. En effet, les données ne sont pas assez nombreuses dans chaque famille et les chiffres ne sont presque toujours qu'approximatifs. Pour mener à bien cette étude qui présenterait de grandes difficultés, cela est certain, il serait nécessaire d'effectuer des numérations haploïdiques (bien plus sûres que les numérations diploïdiques dans la majorité des cas) sur le plus grand nombre d'espèces qu'il sera possible.

La connaissance des caractéristiques numériques des espèces sera importante, car elle constituera un élément d'appréciation dans la recherche des affinités génétiques. Dans le cas du *Pteris cretica* var. *Ouvrardii*, par exemple, nous pensons que le nombre double de chromosomes n'a pas pour origine une segmentation transversale ni longitudinale des chromosomes de la forme normale, car les chromosomes de la forme géante paraissent avoir

un calibre et une longueur sensiblement identiques à ceux offerts par le type. Le nombre a pu doubler soit par la fusion de deux lots chromosomiques (au début de la segmentation de l'œuf, ou, comme le décrit M^{lle} ALLEN (1911) pour le *Polystichum falcatum* et STEIL (1919) pour le *Dryopteris hirtipes*, dans les cellules sporogoniales), soit par l'absence de réduction, soit par le fait d'une aposporie accidentelle non suivie d'apogamie, le cycle de la plante ayant repris son cours normal après l'aposporie.

§ II. L'autonomie et le nombre des chromosomes.

La thèse de l'autonomie des chromosomes, admise depuis quelque temps par la plus grande partie des cytologistes, a été ces dernières années vivement battue en brèche. Cette thèse peut se résumer en quelques mots : *les chromosomes sont des unités organiques qui conservent leur autonomie durant tout le cours d'une cinèse et se continuent d'une cinèse à l'autre, sans perdre leur individualité.*

VON TELLYESNICZKY, DELLA VALLE, CHAMPY, entre autres, pensent au contraire, comme nous l'avons vu, que les chromosomes subissent une dissolution pour ainsi dire complète à la télophase et par la suite se reforment « *de novo* » au début de la prophase aux dépens d'un liquide à peu près homogène, de telle sorte qu'il n'existe aucune continuité morphologique entre les éléments chromosomiques d'une télophase et ceux de la prophase suivante. DELLA VALLE admet toutefois que dans les cas, — sans doute fort rares, — où la période interphasique n'est pas d'une durée suffisamment longue, il peut exister une continuité génétique plus ou moins parfaite entre les chromosomes de divisions successives, due à ce que ces chromosomes ne subissent pas une dissolution complète : les résidus chromosomiques agissent alors comme points de condensation.

FARMER (1907) nie également la persistance des chromosomes, bien que ne concevant pas une dissolution générale des éléments chromosomiques à la catachromase, mais seulement une dissociation de leurs constituants, linine et chromatine, la première persistant à l'état de réseau, la seconde demeurant en réserve dans les nucléoles. « Ils (les chromosomes) peuvent être comparés, dit le cytologiste anglais, aux jeux qui sont successivement distribués d'un paquet de cartes : chaque nouveau jeu, pour ce qui est du nombre de cartes, peut-être semblable, mais non réellement identique à ceux des jeux précédents. Ainsi les chromosomes qui réapparaissent à cha-

que division pourront être semblables, mais ce ne sont pas *nécessairement* les mêmes que ceux de la précédente division «.

Dans son étude du *Crepis virens*, M^{elle} DIGBY (1914) n'admet pas non plus la permanence des chromosomes et prétend que leur morcellement en granules, à la télophase, rend impossible une relation individuelle entre les chromosomes télophasiques et les agrégats chromatiques que l'on constate au stade « quiescent »; ces derniers sont formés « *de novo* » par concentration progressive de la chromatine (1).

Enfin les conclusions des auteurs qui attribuent à certains chromosomes, au moins, une origine nucléolaire (GEORGEVITCH, 1908) sont encore incompatibles avec l'autonomie chromosomique.

J'ai déjà critiqué quelques-unes de ces opinions au cours de ce mémoire.

1. Rappelons que dans les nombreuses plantes que nous avons étudiées, on ne constate nulle part une dissolution complète de la substance des chromosomes; au contraire, nous avons toujours pu suivre *progressivement* les différents termes de passage depuis le tassement polaire jusqu'au noyau anachromasique. Tous nos objets se sont montrés *extrêmement probants* : là où les chromosomes s'alvéolisent, n'avons-nous pas pu reconnaître, au sein du noyau, à la période interphasique, dans certaines espèces, les bandes en lesquelles ils se sont transformés? dans les plantes où les chromosomes ne subissent aucune alvéolisation, comme le *Pteris cretica* et autres Polypodiacées, n'avons-nous pas retrouvé jusque durant l'interphase les alignements parallèles que les filaments présentaient antérieurement? n'avons-nous pas revu dans le $\times$ *Polypodium Schneideri* les deux sortes de filaments provenant d'une évolution catachromasique différente, les uns épais, les autres minces et moniliformes? n'avons-nous pas retrouvé enfin dans l'*Azolla caroliniana* et le *Salvinia auriculata* le corps des chromosomes à peu près intact, sous forme de petites masses?

2. Dans tous les cas envisagés, les chromosomes, durant les processus catachromasiques, restent distincts les uns des autres; nous n'avons jamais en effet observé la formation d'un spirème continu. Les figures d'*Hymenophyllum*, de *Leptopteris*, d'*Osmunda*, et surtout d'*Azolla* et de *Salvinia*, ne laissent aucun doute à cet égard. Il en est de même, dois-je ajouter, pour

(1) FARMER et M^{elle} DIGBY paraissent s'être ralliés depuis lors à la thèse de la persistance des chromosomes, car dans leur mémoire de 1914 ils disent : « *Such a view accords with the belief, well founded in many instances and perhaps generally true, that the chromosomes do persist as separate entities during the so-called resting stage of the nucleus* ».

l'*Allium Cepa*, où cependant M^{lle} MERRIMAN (1904) et REED (1914) ont décrit des fusions entre les extrémités libres des chromosomes (1). Dans les espèces à chromosomes grêles, l'absence d'un aboutement entre chromosomes est, comme je le disais à propos du *Pteris cretica*, aussi manifeste, bien que les aspects soient moins démonstratifs que dans les plantes citées plus haut. Le tassement polaire est parfois très compact et, si la fixation a été défectueuse ou si la régression n'a pas été conduite à point, les chromosomes semblent s'être fusionnés en une masse unique, ainsi que l'ont faussement indiqué entre autres LAWSON (1903) pour l'*Equisetum limosum* et WAGER (1904) pour le *Phaseolus vulgaris*.

3. A partir du début de l'anachromase, nous suivons aussi progressivement une évolution des éléments chromosomiques inverse de celle de la catachromase. Dans les espèces à chromosomes alvéolisés, nous voyons le passage des bandes aux filaments en zigzag, bandes qui sont exactement les mêmes que celles de la catachromase, mais demeurées un instant moins évidentes; là où les chromosomes ne s'alvéolisent pas, nous assistons soit à une concentration graduelle de filaments moniliformes, soit, comme dans les *Azolla* et *Salvinia*, à un simple et assez faible allongement des éléments. Il n'y a là, nulle part, rien de commun avec les vues de DELLA VALLE (1912), les modifications anachromasiques ayant, suivant cet auteur, la valeur de l'apparition d'une nouvelle phase, qu'il compare à un gel ou à une précipitation de cristaux dans une solution, à partir d'un liquide homogène pré-existant. La substance des chromosomes, lorsque ceux-ci sont à l'état de filaments en zigzag, serait, selon ses dires, composée d'une association hélicoïdale de cristaux fluents. C'est là « *un ciclo assolutamente fantastico* », — pour employer une expression de DELLA VALLE lui-même contre la thèse de M^{lle} BONNEVIE, — puisque dans les espèces que nous avons étudiées, de même que l'avaient déjà fait remarquer pour d'autres GRÉGOIRE (1913) et SHARP (1914^A), nous assistons à l'évolution graduelle de la structure des bandes chromosomiques en filaments zigzagant; il nous paraît tout à fait inutile d'insister davantage sur cette question qui ne peut laisser subsister aucun doute dans l'esprit.

4. Ainsi que je le disais à propos de l'*Hymenophyllum tunbridgense* et du *Pteris cretica*, l'existence d'éléments discontinus durant l'anachromase n'est guère perceptible au stade où les chromosomes sont très longs, mais

(1) SHARP (1914 A) a montré que dans le *Vicia Faba*, contrairement à l'opinion émise par M^{lle} FRASER et SNELL (1911), les chromosomes demeurent indépendants et ne subissent aucun aboutement.

il l'est bien dans les dernières périodes de cette évolution. A mon avis, il est tout à fait illogique d'admettre que les chromosomes, qui restent manifestement indépendants au cours des processus de catachromase, se soudent bout à bout à l'anachromase, d'autant plus que la chose ne se produit certainement pas dans le cas de petits chromosomes. D'autre part la constance du nombre des chromosomes, qui est un fait réel, comme nous le verrons tout à l'heure, constitue un argument sérieux en faveur de cette manière de voir, le « spirème », s'il était continu, pouvant se segmenter d'une façon variable et non pas toujours précisément aux points de soudure. Je sais bien que l'on pourrait soutenir, avec BOVERI (1888), que les segments chromosomiques resteraient distincts, mais seraient simplement collés bout à bout et non confondus, et n'auraient qu'à se séparer ultérieurement; en admettant cette dernière hypothèse, qui semble fort peu fondée, l'individualité des chromosomes ne serait dès lors nullement perdue. S'ils s'unissent, cela se produirait justement au moment où ils constituent de longs filaments, d'allure capricieuse, prêts à se diviser en long, puisqu'avant et après ce stade (surtout après) il est hors de doute qu'ils sont discontinus. Or, c'est précisément la longueur de ces filaments et leur enchevêtrement qui doivent nous empêcher d'en voir les extrémités libres. Je ne crois pas qu'il existe chez aucune espèce, aussi bien au cours de la cinèse somatique que dans les cinèses maturatives, un système chromosomique continu. Les observations de BOLLES LEE (1913) sont en particulier fort démonstratives à cet égard, puisque, chez le *Paris quadrifolia*, il a reconnu, après un examen minutieux à l'objectif O. N. 1,40, que le « spirème » de cette plante était réellement discontinu, bien qu'à première vue il semblât continu. Dans le *Crepis virens*, BEER (1912) et DE SMET (1914) ont constaté très clairement qu'il n'y avait pas de filament continu et que « même au stade de bandes spongieuses, bien qu'il soit impossible, par la nature même du stade, de délimiter six formations distinctes, on peut déjà néanmoins reconnaître des extrémités libres » (DE SMET, p. 11).

En définitive, nous ne voyons donc à aucun moment, soit au tassement polaire et au cours des processus de la catachromase, soit enfin durant l'évolution anachromasique, qu'il y ait perte de l'individualité des chromosomes : aucune dissolution complète entre deux cinèses, aucun aboutement entre eux, et combien dès lors est inexacte cette phrase de CHAMPY (1913) : « Je pense avec DELLA VALLE qu'ils (les chromosomes) ne sont pas plus des individualités que les cristaux que l'on produit au sein d'une solution saline ».

Sans doute, le chromosome ne subsiste point toujours tel qu'il est, sa forme se modifie, il s'alvéolise, il s'allonge, il s'anastomose avec ses voisins, il s'accroît, mais il persiste cependant en tant qu'*individualité*.

5. La permanence des chromosomes entraîne forcément la *permanence de leur nombre*. Cette dernière question n'a pas été, elle aussi, moins controversée, comme nous l'avons vu.

Je ne veux pas mettre en doute la présence de nombres différents mentionnés par les auteurs, mais il est fort probable que, dans bien des cas, ces constatations doivent s'expliquer par des erreurs de numération.

Pour ce qui est des Filicinées, j'ai déjà indiqué qu'il était presque impossible d'arriver à une numération strictement exacte et je ne puis guère admettre comme *réellement démontrées* les variations numériques de faible amplitude qui ont été signalées chez ces plantes, tout au moins dans les noyaux somatiques. Ainsi toutes les figures que j'ai observées dans mon matériel de *Dryopteris mollis*, — fixé au liquide de BENDA, — ne m'ont pas permis de contrôler les assertions de YAMANOUCHI, à savoir qu'il existait *constamment* tantôt 128 chromosomes, tantôt 132. Je crois qu'il est presque impossible de pouvoir effectuer une numération exacte des chromosomes somatiques de cette espèce : les figures sont extrêmement embrouillées, et ce qui rend la numération pour ainsi dire illusoire au centre des plaques métaphasiques, c'est la présence de chromosomes à insertion médiane redressés d'un même côté du plan équatorial.

Au cas où des nombres divergents seraient vraiment établis *dans une même forme*, il faudrait songer avant tout à des variations accidentelles, provoquées soit par le passage de chromosomes entiers vers les pôles, soit par des fusions nucléaires, soit encore par des segmentations de chromosomes. En effet, les seules variations numériques qui ont été réellement constatées chez les Phanérogames s'expliquent aisément par de pareils accidents, en particulier de synkaryons que l'on constate dans l'endosperme (STRASBURGER, TISCHLER, NĚMEC, DIXON, SAAME, ROSENBERG, ERNST, BUSCALIONI, etc.), ou dans les cellules du tapétum (BONNET, WINGE) (1), plus rarement dans les méristèmes (2); d'autres variations peuvent encore intéresser des

(1) BONNET (1911 A et 1912) a rencontré, en particulier dans le tapétum du *Yucca gloriosa*, des noyaux didiploïdiques, tétraploïdiques, etc. Le synkaryon résultant de la fusion de deux noyaux peut se diviser caryocinétiquement et engendrer deux noyaux-filles; ceux-ci peuvent encore se fusionner entre eux, et ainsi se forment des synkaryons très polyploïdes. WINGE (1914) a observé des faits identiques dans le tapétum des *Humulus*.

(2) J'ai pu notamment, dans une coupe de racine de *Galtonia candicans* (préparation appartenant à M. le Professeur GRÉGOIRE), voir une remarquable métaphase syndiploïdique où j'ai compté environ 48 chromosomes.

noyaux de tissus appelés à dégénérer, comme dans les antipodes du sac embryonnaire.

Enfin, j'admettrais des variations possibles lors du développement aposporique-apogame, ainsi que l'ont signalé chez quelques Fougères FARMER et M^{lle} DIGBY (1907), la non-production d'une réduction chromatique pouvant amener évidemment une certaine perturbation dans l'organisme. Sans doute, des chromosomes, au lieu de se dédoubler en leurs moitiés, peuvent passer en entier vers les pôles, je le disais tout à l'heure, ce phénomène étant plus facilement réalisable chez les Filicinées que partout ailleurs, car les moitiés longitudinales sont la plupart du temps pour ainsi dire coalescentes à la fin de la prophase de même qu'à la métaphase, et par suite également du grand nombre de chromosomes, ce qui peut gêner la séparation des moitiés-filles.

Ceci posé, l'hypothèse de l'individualité des chromosomes, qui me semble non point une hypothèse, mais un fait réel, n'est nullement ébranlée par ces cas de variations de nombre.

Certainement la théorie de DELLA VALLE, celle de la fluctuation du nombre, n'est pas l'expression de la réalité. Les Filicinées que j'ai étudiées se prêtent évidemment assez mal à la constatation de la constance mathématique du nombre des chromosomes (1). Cependant la numération haploïdique que j'ai reprise de l'*Osmunda regalis*, espèce à propos de laquelle SMITH (1900) disait que certainement l'idée de la constance du nombre, couramment admise alors, ne pouvait être maintenue, a été loin de me convaincre, tout au contraire (2). Les diverses numérations de *Pilularia globulifera* que j'ai effectuées ne m'ont montré aucune variation de nombre. Dans les figures très claires, il y avait toujours 26 chromosomes, dans d'autres plus embrouillées, ainsi que je l'ai dit précédemment, je n'ai trouvé non plus aucun indice de l'existence d'un nombre différent. En effet, il y aurait réellement variation si, par exemple, dans une figure, on comptait au maximum 24 chromosomes, en envisageant comme deux chromosomes deux éléments qui n'en constituent peut-être qu'un seul, et si, dans une autre figure,

(1) L'examen d'un riche matériel de racines appartenant au *Pisum sativum* subsp. *hortense*, qu'a bien voulu me confier le R. P. MENCHACA, m'a permis de constater chez cette sous-espèce, — tout au moins dans une variété culturale déterminée, — une constance absolue du nombre chromosomique; ainsi sur 35 numérations effectuées à la métaphase j'ai obtenu 35 fois le chiffre de 14.

(2) Quant aux variations signalées par STRASBURGER (1900) dans le prothalle, il est difficile de les concevoir au cours d'une évolution cellulaire si courte; une nouvelle étude à cet égard montrerait très probablement l'inexactitude de cette assertion.

on comptait au minimum 26 chromosomes, en considérant comme unique un élément qui pourrait être formé de deux chromosomes. Cela je ne l'ai jamais constaté, ni dans le *Pilularia*, ni dans aucune autre Fougère.

En dehors des variations anormales, le nombre des chromosomes est indubitablement constant dans une *forme systématique* donnée (je ne dis pas une *espèce*) ; presque tous les cas cités par DELLA VALLE peuvent rentrer dans la catégorie des variations anormales, variations que j'énumérais tout à l'heure. Cet auteur invoque à l'appui de sa thèse l'approximation des numérations qui ont été faites, mais c'est justement parce que ces numérations sont *forcément approximatives* que l'on ne peut, dans la majorité des cas, indiquer un nombre précis.

D'autre part, comment expliquer que de la masse chromatique informe, qu'il admet, naisse toujours un nombre de chromosomes à peu près identique, tout au moins ne variant que dans un cycle restreint, comme il le reconnaît lui-même ? Cela serait dû, d'après lui, à une constance des conditions physico-chimiques. Il me paraît difficile d'étayer cette assertion de preuves expérimentales. Par contre ne pourrait-on pas se demander si les conditions physico-chimiques sont bien les mêmes dans le méristème d'une racine que dans celui d'une tige ou d'une feuille, organes se développant dans des milieux le plus souvent totalement dissemblables, qui offrent des différences au point de vue des élaborations chimiques et qui cependant renferment dans les noyaux de leurs cellules un nombre identique de chromosomes.

Rien ne m'a permis, chez les Filicinées, de démontrer la généralité et le bien-fondé de la théorie de BACCARINI (1908), à savoir que les granulations chromatiques que l'on observe dans les noyaux au repos seraient des unités essentielles, tandis que les chromosomes représenteraient des agrégats d'ordre supérieur, dont la constance numérique deviendrait alors relative.

Il est tout à fait inadmissible de considérer les « granulations », observées aussi bien dans les espèces à bandes alvéolisées que dans celles pourvues de filaments simples, comme des *unités essentielles* ; nous savons en effet, — et je l'ai répété maintes fois au cours de ce mémoire, — que ces « granulations » représentent uniquement des parties plus épaissies des tractus chromosomiques ; par leur origine, le nombre de ces « granulations » est *a priori* quelconque. Examinons encore un autre cas, celui des *Azolla* et *Salvinia*. Je n'ai pu effectuer une numération exacte des « granules » que l'on observe dans les noyaux interphasiques de ces plantes, mais il m'a semblé

qu'ils n'étaient pas en nombre nettement inférieur ou nettement supérieur à celui des chromosomes définitifs; ce ne sont, en effet, que les chromosomes télophasiques eux-mêmes, moins quelques tractus anastomotiques.

Une nouvelle étude du *Cynomorium coccineum*, espèce sur laquelle est basée la thèse de BACCARINI, présenterait un grand intérêt; elle prouverait sans doute que cette plante, comme bien d'autres, ne fait pas exception à la règle de constance du nombre chromosomique dans les cas normaux.

CONCLUSIONS.

Les recherches que j'ai effectuées sur les Filicinées, tout en montrant que les processus d'évolution chromosomique somatique de ces plantes ne présentent pas de différences sensibles avec ceux observés chez les autres végétaux supérieurs, m'ont permis de découvrir, confirmer ou préciser un certain nombre de données concernant des points importants, encore discutés, et, d'autre part, elles m'ont fourni l'occasion d'examiner, sur des bases élargies, la valeur de plusieurs théories générales.

Toutefois il faut bien reconnaître qu'il reste encore des questions à résoudre et que plusieurs points demandent des investigations plus étendues, investigations devant surtout viser à enrichir, par l'examen de quantité d'espèces, sous-espèces et races, le tableau des nombres et dimensions chromosomiques et à rechercher leurs valeurs caractéristiques dans les différentes familles et tribus. En ce qui concerne les processus mêmes de l'évolution chromosomique, je ne pense pas que l'étude des Filicinées, poursuivie d'une façon encore plus ample que je ne l'ai faite, puisse amener quelque éclaircissement sur ce qu'il ne m'a pas été donné d'élucider entièrement : on n'y rencontrera pas, croyons-nous, des figures plus variées et plus claires; d'autres groupes végétaux seraient sans doute plus favorables.

Je ne saurais trop souligner l'importance que présente l'étude de la caryocinèse somatique avant d'aborder celle des cinèses de maturation: on ne peut en effet être fixé sur la signification exacte des processus s'accomplissant au début de la prophase hétérotypique que si les précédents ne sont parfaitement connus, — et ils sont loin de l'être, à en juger par les travaux récents publiés sur cette question et par les thèses parfois très divergentes auxquelles se rallie tel ou tel auteur.

En manière de conclusions, je vais résumer les résultats de mes observations et les interprétations que j'ai pu en déduire.

I. L'évolution chromosomique affecte chez les Filicinées quatre modalités dont les particularités sont les suivantes :

1° Chromosomes gros; catachromase avec alvéolisation; bandes anachromasiques donnant naissance à des filaments en zigzag (Hyménophyllacées en majorité, Osmundacées).

2° Chromosomes allongés, grêles; catachromase sans alvéolisation, comportant un étirement des chromosomes; évolution anachromasique par simple concentration (Cyathéacées, Polypodiacees en majorité, Parkériacées, Schizéacées, Gleichéniacées, Marsiléacées, Ophioglossacées).

3° Chromosomes allongés, grêles, comme dans le second type, mais avec catachromase procédant par une alvéolisation très étroite, processus qui peut parfois se trouver en outre associé d'une manière variable à une non-alvéolisation; évolution anachromasique par bandes et filaments en zigzag ou par concentration comme dans le second type (*Trichomanes radicans*, *Blechnum occidentale*, Marattiacées).

4° Chromosomes petits, se présentant sous une forme sphérique ou ovalaire dans les noyaux interphasiques, mais subissant un léger allongement au cours de l'anachromase; pas d'alvéolisation à la catachromase (*Azolla*, *Salvinia*).

Il résulte de là que ces "types" ne sont pas absolument tranchés, les objets à chromosomes grêles et étroitement alvéolisés devant être considérés, au point de vue actuel, comme un terme de passage entre le cas des gros chromosomes alvéolisés et celui de chromosomes grêles, non alvéolisés. Des transitions existent aussi, toutefois assez peu marquées, entre le type à chromosomes allongés et celui à chromosomes petits et courts.

Ces différentes modalités se retrouvent toutes chez les Phanérogames. Bien plus on peut même constater chez ces plantes une modalité encore plus réduite du type court (Cypéracées) et des termes de passage plus nombreux, de telle sorte que l'étude des plantes supérieures montre l'existence d'une série presque ininterrompue de "types" chromosomiques.

Il ne semble pas que ces modalités soient caractéristiques d'un groupement systématique étendu, ni influencées par des conditions biologiques spéciales. Une espèce est même susceptible d'offrir à la fois deux processus dans des tissus différents, bien plus ils peuvent être réalisés dans un même noyau (alvéolisation et non-alvéolisation chez les *Alsophila Marshalliana*, *Phyllitis Scolopendrium*, *Polypodium vulgare*, *Blechnum occidentale*), mais en général il y a prédominance marquée de l'un d'entre eux.

II. Dans tous les cas, les chromosomes, parvenus au pôle, se serrent les uns contre les autres (tassement polaire), mais sans perdre leur individualité. Ce tassement n'est pas un artifice de fixation, cependant il peut être exagéré par certains fixateurs; il s'explique tout naturellement par ce fait que les chromosomes se trouvent resserrés aux extrémités du fuseau, qui sont toujours plus ou moins étroites. Bientôt les chromosomes entrent dans la période de télophase, pendant laquelle ils subissent, chez le plus grand nombre des espèces, après s'être écartés les uns des autres dans le noyau-fille au sein de l'enchylème nucléaire, une sorte de *dislocation partielle* qui caractérise essentiellement les phénomènes de *catachromase*.

III. 1. Le processus d'alvéolisation des chromosomes n'est pas, à mon avis, un creusement, mais bien une sorte de dislocation partielle, ainsi que je viens de le dire, une dispersion de la substance chromosomique qui se répartit inégalement, surtout sur les bords du chromosome et selon des lignes délimitant des aires claires ou faiblement teintées apparaissant comme des alvéoles. Lorsque les chromosomes sont assez grêles, les alvéoles sont très étroites.

L'alvéolisation n'a pas, à mon avis, pour cause initiale une imbibition des chromosomes par le liquide nucléaire, puisque le phénomène paraît débiter par leur portion centrale, ce que l'on constate parfois dès le tassement polaire.

Les espaces situés entre les parois alvéolaires représentent soit une partie d'un substratum achromatophile du chromosome ou encore contiennent un liquide sécrété par le chromosome. Nous n'avons pu trancher la question, mais il nous semble que la seconde supposition est la plus plausible.

L'enchylème nucléaire tire son origine, selon toute vraisemblance, de celui du noyau-mère, suc existant entre les lamelles du fuseau dans lequel plongent les chromosomes. Il présente, dès son début, une teinte grisâtre (ceci dans toutes les espèces), teinte qui disparaîtra au cours des processus d'anachromase.

2. Les aspects des bandes alvéolisées ne peuvent s'interpréter comme représentant une « spiralisation », mais parfois l'ensemble de plusieurs portions de parois ou travées des bandes offrant une certaine épaisseur paraissent dessiner des fragments de spirale. Dans quelques cas (*Trichomanes radicans*), des bandes évoluent sans doute rapidement en filaments flexueux, phénomène qui n'a lieu ordinairement qu'à l'anachromase.

3. Les aspects observés ne sont également pas ceux d'un clivage longitudinal du chromosome, clivage qui préparerait les deux moitiés-filles de la cinèse suivante.

IV. Dans les cas de non-alvéolisation et de chromosomes allongés et grêles, ceux-ci ne subissent qu'un étirement et il en résulte une structure moniliforme avec parties plus minces et parties plus épaissies. Ces dernières ne constituent pas des granules indépendants.

V. D'autre fois (*Azolla*, *Salvinia*) les chromosomes conservent, à quelque chose près, la forme courte qu'ils possédaient lors du tassement polaire.

VI. Le $\times$ *Polypodium Schneideri*, hybride des *P. aureum* et *vulgare* forma *cornubiense*, offre un curieux dimorphisme de ses éléments chromosomiques : les uns, moins nombreux, ont la forme de cordons assez épais, les autres celle de filaments grêles et moniliformes. Les cordons épais correspondent très probablement aux chromosomes du *P. aureum*, qui, transportés dans un milieu qui n'est pas le leur, subissent de ce fait une évolution spéciale, un processus de catachromase différent de celui qu'ils présentent dans leurs propres noyaux. La particularité offerte par l'hybride, particularité sans précédent, ne concerne que les noyaux télophasiques et interphasiques et ne se retrouve plus aux autres stades.

VII. Les éléments chromosomiques ne composent pas, par aboutement, un spirème continu, durant les processus de catachromase, mais, dans toutes les espèces, ils sont unis latéralement par des anastomoses. Celles-ci paraissent provenir d'un étirement de la substance des chromosomes demeurés en contact au tassement polaire et non de connexions pseudopodiques. Ce processus ne joue aucun rôle au point de vue cinétique et ne doit pas contribuer à l'alvéolisation des chromosomes. L'alvéolisation, en effet, se produit assez fréquemment avant qu'il ne se forme des anastomoses; d'autre part la traction qu'elles sont capables d'imprimer aux bords des chromosomes semble bien faible par suite de leur nature; enfin, dans beaucoup d'espèces où il n'existe pas d'alvéolisation, les chromosomes sont cependant anastomosés.

VIII. Pendant la catachromase apparaissent les nucléoles. Dans tous nos objets, ils naissent « *de novo* » et, selon toute vraisemblance, doivent leur origine à un écoulement de substance à partir des chromosomes. La pré-

sence, dans beaucoup de cas, d'une symétrie nucléolaire des deux noyaux-filles, symétrie par rapport à un plan passant par la jeune membrane cellulaire et marquée non seulement dans la localisation des gouttelettes, mais aussi dans leur forme et dans leur dimension, paraît bien indiquer qu'il existe une relation entre chromosomes et nucléoles. Nous ne savons pas encore si la substance chromosomique qui fournit les nucléoles est une substance spéciale, mais cela est probable; en tous cas la chromatine chromosomique ne paraît pas abandonner en ce moment son substratum pour se porter toute entière sur les nucléoles, ainsi que le prétendent certains auteurs.

IX. Le passage de la structure des noyaux télophasiques à celle des noyaux interphasiques se fait d'une façon insensible par un allongement des chromosomes et une répartition plus régulière de leur substance. Dans le cas de bandes alvéolisées, je n'ai observé dans aucune espèce (et en particulier dans les *Osmunda*) qu'il pourrait se produire un écartement tel qu'il donnerait naissance à des filaments divergents.

X. Dans les noyaux des méristèmes, aux phénomènes catachromasiques peuvent succéder sans interruption ou après une courte interruption les phénomènes anachromasiques. Ce point culminant des transformations chromosomiques, marquant le moment où les phénomènes vont s'invertir, est l'*interphase*. On doit réserver le nom de *noyaux quiescents* à ceux des zones sous-méristématiques, dans lesquels le repos cinétique est de longue durée ou complet.

A l'interphase, le noyau contient des éléments chromosomiques bien définis. Les théories des auteurs qui en nient l'existence, en raison de leur dissolution préalable, sont erronées. Les observations que j'ai faites sur les noyaux foliaires de l'*Hymenophyllum tunbridgense* et du *Pteris cretica*, examinés sur le vivant, sont des plus démonstratives sous ce rapport. Dans ces noyaux, on voit bien distinctement de petites granulations, non disposées au hasard, mais reliées les unes aux autres par des tractus. Les agents fixateurs ne font qu'*accentuer* cette structure; certains peuvent la modifier; *jamais ils ne la créent*.

La structure nucléaire consiste tantôt en filaments simples, tantôt en tractus doubles anastomosés, selon qu'elle dérive de chromosomes qui ne sont pas alvéolisés ou qu'elle provienne de chromosomes qui ont subi une alvéolisation. Les différents filaments ou bandes sont anastomosés entre eux,

mais toujours plus ou moins discernables, de telle sorte que la structure nucléaire n'est pas un réseau dont toutes les parties sont équivalentes, mais, si l'on veut, un réseau avec lignes maîtresses correspondant aux corps des chromosomes anastomosés. D'autres fois (*Azolla*, *Salvinia*), les éléments chromosomiques apparaissent sous forme de petites masses plus ou moins anastomosées. Chez l'*Azolla caroliniana*, on constate nettement qu'il existe un rapport inverse entre la „chromaticité“ de l'élément chromosomique et le volume de la masse nucléolaire.

Les éléments chromosomiques sont disséminés dans la cavité nucléaire entière; l'existence de lacunes autour des nucléoles n'est que le résultat d'une fixation défectueuse.

XI. Suivant que les chromosomes se sont alvéolisés ou non durant la catachromase, on trouve, au début des processus d'*anachromase*, c'est-à-dire de reconcentration, soit des bandes alvéolisées, soit des éléments simples. Certaines espèces offrent, sans doute, comme précédemment, dans un même noyau un mélange de ces deux formations, mais l'une est prédominante.

1. Les bandes alvéolisées ont une structure analogue à celle des bandes observées durant la catachromase. Elles donnent toujours naissance à un filament indivis, mince, allongé, à allure en zigzag. On n'observe pas une condensation progressive directe des bandes pour constituer des chromosomes homogènes. Les filaments en zigzag ne peuvent provenir d'une association de cristaux fluents courbes, puisqu'on assiste à leur formation progressive à partir des bandes alvéolisées.

2. Dans les types à filaments simples, peu à peu les anastomoses qui réunissaient ces filaments se rétractent et leur structure se régularise par écoulement de la substance chromosomique des parties plus épaissies sur les parties minces. Les filaments présentent d'assez nombreuses flexuosités, mais sont moins irréguliers que ceux provenant de bandes alvéolisées.

3. Dans les *Azolla* et *Salvinia* les processus ne consistent qu'en un assez faible allongement des corps chromosomiques.

XII. Deux faits essentiels des phénomènes anachromasiques sont d'une part l'allongement que subissent les chromosomes, d'autre part leur raccourcissement subséquent.

Le processus d'allongement se rencontre chez toutes les espèces. Il paraît en rapport avec la division longitudinale, car une égalisation de la substance des deux éléments-filles est bien plus réalisable sur de longs éléments que sur des cordons raccourcis.

Le raccourcissement qui suit l'allongement sert, cela paraît être certain, à favoriser les mouvements anaphasiques. On l'observe dans la plupart des espèces; cependant il existe peut-être des cas dans lesquels les chromosomes ne se raccourcissent que très faiblement ou même pas du tout.

XIII. La disparition des anastomoses reliant les différents éléments chromosomiques est une conséquence de l'allongement et du raccourcissement qui affectent ces derniers; par suite des tractions effectuées, il se produit une rupture des connexions. Les aspects épineux que montrent le plus souvent les gros chromosomes représentent des vestiges des anastomoses rompues. Les anastomoses entières que l'on constate parfois à la fin de la prophase ou à la métaphase peuvent provenir d'anciennes restées intactes, soit de nouvelles connexions formées par contact des chromosomes, ou même également dépendre de ces deux causes.

XIV. A mesure que s'effectue la reconstitution des éléments chromosomiques, l'enchyème devient de moins en moins teinté et il est fort possible qu'une partie des substances contenues dans ce liquide serve à l'épaississement des chromosomes.

XV. La division longitudinale des chromosomes est un phénomène essentiellement prophasique et il est faux de prétendre qu'elle remonte à l'anaphase ou à la télophase de la cinèse précédente. Elle débute dans les diverses espèces à une étape à peu près identique, soit au stade des filaments en zigzag et indivis qui dérivent des bandes alvéolisées, soit à celui de filaments d'allure souvent moins capricieuse dans le cas des espèces à noyaux sans bandes mais pourvus d'éléments allongés, soit encore, lorsqu'il s'agit de petits chromosomes, au moment où les masses chromosomiques, restées jusqu'alors très courtes, subissent un certain allongement.

Ce phénomène paraît consister en une répartition progressive de la substance du chromosome suivant deux tractus-filles, et non en un creusement axial; peu à peu les travées qui peuvent réunir les deux tractus disparaissent, laissant les éléments distincts, le plus souvent entrelacés. Le clivage longitudinal ne procède pas par une scission de "chromomères" ou des espaces situés entre des chromomères successifs, puisque du reste dans les éléments chromosomiques rien ne correspond à des "chromomères".

Durant la dernière période de concentration des chromosomes, la fente de division est d'ordinaire voilée, principalement dans les espèces à chro-

mosomes grêles ou à petits chromosomes, ceux-ci apparaissant comme homogènes. Il n'y a pas soudure des moitiés-filles, puis nouvelle division, mais contact très intime.

Il est inexact de prétendre que la division se produise seulement à la métaphase et c'est pour n'en avoir pas observé le début et parce qu'elle semble disparaître à la fin de la prophase (aspect exagéré naturellement par les fixateurs gonflants), que les auteurs ont parfois nié son existence à la prophase.

XVI. Les relations entre nucléole et chromosomes durant les processus d'anachromase sont encore très obscures. Il est certain que le nucléole diminue de volume au cours de la prophase jusqu'à la métaphase, ce qui rend possible l'hypothèse d'un transport de substance nucléolaire sur les chromosomes, mais nous ne savons nullement de quelle façon s'effectue ce transport. D'autre part, la totalité de la substance nucléolaire n'est pas prise par les chromosomes, car à la métaphase on en observe encore quelques gouttelettes qui sont ultérieurement rejetées dans le cytoplasme, où elles doivent se dissoudre.

Le nucléole est peut-être constitué d'une substance spéciale qui assure-rait aux chromosomes une certaine rigidité.

XVII. Les chromosomes définitifs rangés en plaque équatoriale sont des bâtonnets plus ou moins allongés. Dans les *Azolla* et *Salvinia*, ils sont courts et, vus de face, se montrent comme de petits corps plus ou moins ovoïdes, particularité due à ce que la majeure partie du chromosome est située dans le plan équatorial et que, de face, on n'aperçoit guère que son extrémité proximale.

Dans un grand nombre de Filicinées, mais surtout chez les Polypodiées et Cyathéacées, les chromosomes sont disposés suivant deux zones : d'abord une couronne externe où ils sont placés presque en entier dans le plan équatorial, puis une zone centrale où ils sont ordinairement redressés suivant l'axe du fuseau et ne gisent dans le plan de l'équateur que par une faible portion.

XVIII. L'insertion des chromosomes des Filicinées est le plus souvent terminale, quelquefois intermédiaire, plus rarement médiane, mais c'est assez rarement qu'on observe un mode exclusif d'insertion.

XIX. Les chromosomes métaphasiques peuvent avoir parfois une certaine tendance à un alignement en séries linéaires (*Azolla caroliniana*, *Salvinia auriculata*), particularité plus marquée chez certaines Phanérogames. Cette disposition n'est que la conséquence d'un phénomène purement physique.

XX. 1. L'évaluation de la longueur des chromosomes présente chez les Filicinées de grandes difficultés et ne peut jamais être effectuée sur tous les éléments d'une figure. Je ne pense pas qu'il se trouve une espèce possédant des chromosomes tous exactement de même longueur, mais ceux qui se présentent comme isodynamiens sont, sans doute, en nombre constant. Il existe toute une échelle de dimensions entre deux mesures extrêmes. L'espèce qui offre l'exemple le plus typique de l'hétérodynamisme chromosomique est le *Dryopteris setigera* (chromosomes de 1 μ , 1,50 μ , 2 μ , 2,50 μ , 3 μ et 4 μ).

2. L'épaisseur d'un chromosome métaphasique, envisagée en dehors de la partie voisine de l'insertion au fuseau, qui est toujours plus ou moins effilée, est peut-être différente pour des chromosomes d'une figure donnée et dans les diverses figures d'une même forme systématique. Il paraît toutefois fort difficile de s'en assurer d'une façon effective, par suite surtout du fait que les chromosomes-filles ne sont pas toujours, dans un chromosome métaphasique paraissant indivis, strictement superposés suivant toute leur longueur. L'épaisseur des chromosomes varie certainement pour des espèces d'une même famille, d'un même genre (*Hymenophyllum tunbridgense* et *demissum*, *Adiantum capillus-Veneris* et *cuneatum*) ou encore dans des races ou formes d'une espèce (*Phyllitis Scolopendrium*).

XXI. Ce ne sont pas les chromosomes métaphasiques entiers qui remontent vers les pôles, mais bien leurs moitiés qui obéissent à une dissociation dicentrique.

Durant l'anaphase, dans les espèces à gros chromosomes, il peut se produire suivant leur axe une sorte de relâchement dans la condensation de leur substance, prélude de l'alvéolisation catachromasique, qui s'effectue quelquefois au moment où les chromosomes arrivent au pôle (*Hymenophyllum tunbridgense*, *Leptopteris superba*).

La forme des chromosomes anaphasiques, proches des pôles, est tantôt droite, tantôt en crochet, tantôt en **V**; suivant que le mode d'insertion est terminal, intermédiaire ou médian.

XXII. Les éléments chromosomiques ne sont certainement pas formés d'une substance unique, bien qu'on puisse le croire en examinant la majorité des noyaux. Quelques faits (origine de caryosomes dans les noyaux interphasiques du périblème, du dermatogène et du calyptrogène chez de nombreuses Polypodiacées, origine des nucléoles, structure de certains noyaux adultes) nous démontrent qu'il existe, sans conteste, un substratum achromatophile imprégné par une substance chromatique qui, dans quelques cas, peut abandonner ce substratum. Cela ne veut pas dire que ces deux matières ne soient pas elles-mêmes un complexe de corps chimiques.

XXIII. Les éléments chromosomiques sont nettement d'une consistance quelque peu visqueuse et fluente. Toutefois ils semblent posséder une certaine résistance, au moins à partir de la fin de la prophase.

XXIV. Ils sont pourvus d'une membrane ou plus exactement possèdent une mince couche de condensation périphérique. Ce fait peut être mis en évidence dans les cas où ils montrent des solutions de continuité, leur substance paraissant comme coupée en plusieurs tronçons : en réalité ceux-ci sont presque toujours reliés bord à bord par une très fine ligne chromatique. Cette pseudo-segmentation des chromosomes, — qui semble bien pouvoir devenir très facilement une véritable segmentation, — due à une inégalité de répartition de leur substance à l'intérieur de la gaine qui les entoure, se produit peut-être sous l'influence de causes pathologiques. Il s'agit, selon toute probabilité, d'une tendance à l'individualisation de microchromosomes. Je n'ai pas rencontré chez les Filicinées d'exemples de chromosomes étranglés, comme il en existe chez plusieurs espèces de Phanérogames.

XXV. Le nombre des chromosomes est variable dans les diverses familles et assez fréquemment dans les genres. Il est parfois fort différent pour des espèces voisines et même des variétés d'une espèce, soit que ces variétés présentent des caractères externes dissemblables (cas du *Pteris cretica*, dont le type possède 60 chromosomes, la var. *albo-lineata* environ 80, la var. *Ouvrardii* environ 120; cette dernière variété constitue le premier exemple authentique d'une race didiploïdique chez les Ptéridophytes), soit qu'au contraire elles paraissent morphologiquement semblables, ce qui doit avoir lieu, — si nous nous fions aux dires d'ARNOLDI, KUNDT, M^{lle} YASUI, — pour le *Salvinia natans*, qui comprendrait une race à 8 chromosomes diploïdiques (ARNOLDI), une autre à 16 (KUNDT, M^{lle} YASUI), enfin une troisième que nous avons découverte et dont le nombre diploïdique est au moins 48.

En dehors de cas accidentels ou dans des tissus appelés à dégénérer, le nombre chromosomique est certainement constant pour une forme systématique déterminée.

Les Filicinées sont parmi les végétaux le groupe qui possède les nombres les plus élevés. A l'heure actuelle, il est impossible d'établir par quelles valeurs numériques se caractérisent leurs diverses familles.

XXVI. Un groupement régulier des chromosomes par paires ne paraît pas exister chez les Filicinées. Les apparences d'appariement que l'on peut constater, soit dans les noyaux interphasiques, soit à la métaphase, ne semblent que des dispositions fortuites des chromosomes ou tout au moins n'être que la conséquence de certains phénomènes physico-chimiques, et non une sorte de tendance à un accouplement de chromosomes homologues, d'origine parentale différente.

XXVII. Les chromosomes sont des unités organiques conservant leur individualité au cours de la cinèse et se continuant d'une cinèse à l'autre : on peut suivre graduellement leur évolution de la télophase à la prophase; il ne se produit pas de soudure entre eux à aucun stade et la constance de leur nombre, exigée par leur permanence, ne trouve pas d'objections dans nos observations; celles-ci montrent, d'autre part, qu'on ne doit pas considérer comme établie la variabilité décrite pour certaines espèces par quelques auteurs et que parfois des chiffres indiqués sont certainement erronés.

BIBLIOGRAPHIE.

- 1912 Allen, Ch. : Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum juniperinum* WILLD.; Arch. f. Zellforsch., VIII, 121-188, Pls. 6-9.
- 1911 Allen, R. F. : Studies in spermatogenesis and apogamy in ferns; Trans. Wisconsin Acad. Sc., Arts and Lett., XVII, 1-44, Pls. 1-6.
- 1909 Arnoldi, W. : Beitrag zur Morphologie der Keimung von *Salvinia natans*; Flora, C, 122-139, 47 figs.
- 1908 Baccarini, P. : Sulle cinesi vegetative del *Cynomorium coccineum*; Nuovo Giorn. Bot. ital., XV, 109-203, 1 pl.
- 1912 Baehr (von) W. B. : Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction et de la réduction (*Aphis saliceti*); La Cellule. XXVII, 2^d fasc., 385-450, Pls. 1 et 2.
- 1905 Bargagli-Petrucci, G. : I nucleoli durante la cariocinesi nelle cellule meristematiche di *Equisetum arvense*. Nuovo Giorn. Bot. ital., XII, appendice, 699-708, Pl. 2.
- 1905 Beer, R. : On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceæ; Beih. z. Bot. Centralbl., XIX, 286-313, Pls. 3-5.
- 1906 A » : On the development of the spores of *Helminthostachys zeylanica*; Annals of Bot., XX, 177-186, Pls. 11 et 12.
- 1912 » : Studies on spore development. II. On the structure and division of the nuclei in Compositæ; Annals of Bot., XXVI, 705-726, Pls. 66 et 67.
- 1913 » : Studies on spore development. III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense*; Annals of Bot., XXVII, 643-659, Pls. 51-53.
- 1909 Berghs, J. : Les cinèses somatiques dans le *Marsilia*; La Cellule, XXV, 1^{er} fasc., 73-84, Pl. 1.

- 1913 *Bolles Lee, A.* : La structure des chromosomes et du noyau au repos chez *Paris quadrifolia*; La Cellule, XXVIII, 2^d fasc., 265-300, Pls. 1 et 2.
- 1911 A *Bonnet, J.* : Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploïdes; Arch. f. Zellforsch., VII, 231-241, 1 fig., Pls. 21 et 22.
- 1911 B » : Sur les fusions nucléaires sans caractère sexuel; C. R. Acad. Sc. Paris, CLII, 969-972.
- 1912 » : Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen, chez les Angiospermes; Arch. f. Zellforsch., VII, 604-722, 17 figs., Pls. 39-45.
- 1908 *Bonnevie, K.* : Chromosomenstudien. I. Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma*. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität; Arch. f. Zellforsch., I, 450-514, 2 figs., Pls. 11-15.
- 1911 » : Chromosomenstudien. III. Chromatinreifung in *Allium Cepa* (♂); Arch. f. Zellforsch., VI, 190-253, Pls. 10-13.
- 1912 *Bordàs M.* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans le *Sagitta bipunctata*; La Cellule, XXVIII, 1^{er} fasc., 167-214, Pls. 1 et 2.
- 1908 *Baubier, M.* : Les chromosomes éléments dynamogènes de la cellule (Esquisse d'une théorie); Revue Scient., 5^e série, X, n° 14, 423-428.
- 1888 *Boveri, Th.* : Über partielle Befruchtung; Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München, IV, 64-72.
- 1904 » : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. 130 pp., 75 figs. Jena.
- 1907 *Burlingame, I. L.* : The sporangium of the Ophioglossales; Bot. Gaz., XLIV, 34-56, Pls. 3 et 4.
- 1897 *Calkins, G. N.* : Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes; Bull. Torrey Bot. Club, XXIV, 101-115, Pls. 295 et 296.
- 1884 *Carnoy, J. B.* : La Biologie cellulaire. 271 pp., 141 figs.
- 1897 *Chamberlain, Ch. J.* : Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. II. The pollen grain; Bot. Gaz., XXIII, 423-430, Pls. 25 et 26.
- 1911 *Champy, Chr.* : Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion; Arch. Anat. micr., XIII, 55-170, 40 figs., Pls. 2-4.

- 1913 *Champy, Chr.* : Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule; Arch. Zool. exp. et gén., LII, 13-304, 104 figs., Pls. 2-13.
- 1902 *Dangeard, P. A.* : Recherches sur les Eugléniens; Le Botaniste, VIII^e série, 97-357, 53 figs., Pls. 1-4.
- 1897 *Debski, B.* : Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis*; Jahrb. f. wiss. Bot., XXX, 227-248, Pls. 9 et 10.
- 1911 *Dehorne, A.* : Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* LAUR. et chez *Allium Cepa* L.; Arch. f. Zellforsch., VI, 613-639, 2 figs., Pls. 35 et 36.
- 1907 *Della Valle P.* : Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contributo alla conoscenza delle tetradi; Atti della R. Acad. Sc. fis. et mat. di Napoli, XIII, 39 pp., 1 pl.
- 1909 » : L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi; Arch. Zool. ital., IV, 1-177, 1 pl.
- 1910 » : Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi; Monit. Zool. ital., XX, n° 11-12, 265-268.
- 1912 » : La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico; Arch. Zool. ital., VI, 37-321, 75 figs., 9 diags., Pls. 4 et 5.
- 1913 *Denniston, R. H.* : The individuality of the chromosomes in the somatic cells of *Gentiana procera*; Science, XXXVII, 383-384.
- 1905 *Digby, L.* : On the cytology of apogamy and apospory. II. Preliminary note on apospory; Proc Roy. Soc. London, Series B, LXXVI, 463-467, Figs. 1-3.
- 1910 » : The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans*; Annals of Bot., XXIV, 727-757, Pls. 59-63.
- 1912 » : The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* hybrids; Annals of Bot., XXVI, 357-388, 2 figs., Pls. 41-44.
- 1914 » : A critical study of cytology of *Crepis virens*; Arch. f. Zellforsch., XII, 97-146, Pls. 8-10.

- 1919 Digby, L. : On the archesporial and meiotic phases of *Os-munda*; Annals of Bot., XXXIII, 135-172. Pls. 8-12, Fig. 1.
- 1898 Eismond, J. : Sur la structure des chromosomes; Bibliogr. Anat., VI, 273-296, 7 figs.
- 1914 Elkins, M. G. : The maturation phases in *Smilax herbacea*; Bot. Gaz., LVII, 32-52, Pls. 4-6.
- 1907 Farmer, J. B. : On the structural constituents of the nucleus and their relation to the organisation of the individual; Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXIX, 446-464.
- 1907 Farmer, J. B., and Digby, L. : Studies in apogamy and apospory in ferns; Annals of Bot., XXI, 161-199, Pls. 16-20.
- 1910 » : On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns; Annals of Bot., XXIV, 191-212, Pls. 16-18.
- 1914 » : On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny; Phil. Trans. Roy. Soc. London, Series B, CCV, 1-25, Pls. 1 et 2.
- 1903 Farmer, J. B., Moore, J. E. S., and Digby, L. : On the cytology of apogamy and apospory. I. Preliminary note on apogamy; Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXI, 453-457, Figs. 1-4.
- 1899 Fischer, A. : Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. 362 pp., 21 figs., 1 pl.
- 1911 Franck, W. J. : Somatische Kern- en celdeeling en microsporo-genese bij het suikerriet. Amsterdam. 184 pp., 11 figs., Pls. 1-8.
- 1914 Fraser, H. C. I. (Mrs. Gwynne-Vaughan) : The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of *Vicia Faba*; Annals of Bot., XXVIII, 633-642, Pls. 43 et 44.
- 1911 Fraser, H. C. I., and Snell, J. : The vegetative divisions in *Vicia Faba*; Annals of Bot., XXV, 845-855, Pls. 62 et 63
- 1912 Frisendahl, A. : Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv.; Kungl. Svenska Vetensk. Handl, XLVIII, 62 pp., 21 figs, 3 pls.
- 1901 Frye, T. C. : Development of the pollen in some Asclepiadaceæ; Bot. Gaz., XXXII, 325-331, Pl. 13.
- 1899 Fullmer, E. L. : The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*; Bot. Gaz., XXVIII, 81-88, Pls. 7 et 8.

- 1909 Gates, R. R. : The behaviour of the chromosomes in *Enothera lata* $\times$ *E. gigas*; Bot. Gaz., XLVIII, 179-199, Pls. 12-14.
- 1911 » : The mode of chromosome reduction; Bot. Gaz., LI, 319-344.
- 1912 » : Somatic mitosis in *Enothera*; Annals of Bot., XXVI, 993-1010, Pl. 86.
- 1920 » : Mutations and evolution; New Phytologist, XIX, 26-34; 64-88; 132-151; 172-188; 213-253.
- 1907 Geerts, J. M. : Ueber die Zahl der Chromosomen von *Enothera Lamarckiana*; Ber. Deutsch. Bot. Gesell., XV, 191-195, Pl. 6.
- 1908 Georgevitch, P. : Zur Nukleolusfrage. Ein Beitrag zur Kenntniss der Bildung von Nukleolus in vegetativen Zellen von *Lupinus angustifolius* und *Allium Ceba*; Beih. z. Bot. Centralbl., XXIII, 45-53, Pl. 5.
- 1910 A » : Preliminary note on apospory and apogamy in *Trichomanes Kaulfussii* Hk. et GREW; Annals of Bot., XXIV, 233-234, 7 figs.
- 1910 B » : Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes Kaulfussii* Hk. et GREW; Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, 155-170, 30 figs.
- 1911 A Granier, J., et Boule, L. : Sur les cinèses somatiques chez *Endymion nutans*; C. R. Acad. Sc. Paris, CLI, 153-154.
- 1911 B » : Sur le caractère hétérogamique des gemini chez *Impatiens glanduligera* ROYLE; C. R. Acad. Sc. Paris, CLII, 1020-1022.
- 1906 Grégoire, V. : La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'*Allium*); La Cellule, XXIII, 2^d fasc., 311-353, 3 figs., Pls. 1 et 2.
- 1907 » : La formation des gemini hétérotypiques chez les végétaux; La Cellule, XXIV, 2^d fasc., 369-420, 4 figs., Pls. 1 et 2.
- 1910 » : Les cinèses de maturation dans les deux règnes (second mémoire); La Cellule, XXVI, 2^d fasc., 223-422, 145 figs.
- 1912 A » : Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique, à propos d'une interprétation nouvelle; Ann. Soc. Scient. Bruxelles, XXXVI, 36 p., 1 pl.

- 1912 B Grégoire, V. : La vérité du schéma hétérohoméotypique; C. R. Acad. Sc. Paris, CLV, 1098-1101.
- 1913 » : La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique; C. R. Acad. Sc. Paris, CLVI, 631-633.
- 1903 Grégoire V., et Wygaerts, A. : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; Beih. z. Bot. Centralbl., XIV, Heft 1, 13-19.
- 1904 : : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. — I. Racine de *Trillium grandiflorum* et télophase homéotypique dans le *Trillium cernuum*; La Cellule, XXI, 1^{er} fasc., 7-76, Pls. 1 et 2.
- 1904 A Gregory, R. P. : The reduction division in ferns; Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXIII, n° 489, 86 92.
- 1904 B » : Spore-formation in Leptosporangiate Ferns; Annals of Bot., XVIII, 445-458, 1 fig., Pl. 31.
- 1912 Grimm, J. : Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Rhus* und *Coriaria*; Flora, CIV, 309-334. Pls. 10-11, 3 figs.
- 1884 Guignard, L. : Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux; Annales Sc. Nat., Bot., série VI, XVII, 5-59, Pls. 1-5.
- 1885 » : Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de division communs aux végétaux et aux animaux; Annales Sc. Nat., Bot., série VI, XX, 310-372, Pls. 15-18.
- 1897 » : Les centres cinétiques chez les végétaux; Annales Sc. Nat., Bot., série VIII, VI, 177-220, Pls. 9-11.
- 1899 A » : Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*; Arch. anat. micr., II, 455-509, Pls. 19 et 20.
- 1899 B » : La réduction chromatique; L'année biologique, 3^e année (1897), 61-82, Figs. 4-9.
- 1919 Guilliermond A. : Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologique de la cellule; Revue gén. Bot., XXXI, 372-413, 446-508, 532-603, 635-770, 35 figs., 60 pls

- 1898 *Hof, A. C.* : Histologische Studien an Vegetationspunkten;
Bot. Centralbl., LXXVI, 65-69; 113-118; 166-
171; 221-226, Pls. 3 et 4.
- 1901 *Hottes, Ch* : Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die
Wurzel von *Vicia Faba*; Inaugural Dissertation.
- 1915 *Hutchinson, A. H.* : On the male gametophyte of *Picea canadensis*;
Bot. Gaz., LIX, 287-300, 1 fig., Pls. 15-19.
- 1911 *Ishikawa, M.* : Cytologische Studien von Dahlien; Bot. Mag.
Tokyo, XXV, 1-8, Pl. 1.
- 1916 » : A list of the number of chromosomes; Bot.
Mag. Tokyo, XXX, 404-448, 32 figs.
- 1901 *Janssens, F. A.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule,
XIX, 1^{er} fasc., 7-116, Pls. 1-3.
- 1900 *Juel, H. O.* : Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung; Jahrb.
f. wiss. Bot., XXXV, 626-559, Pls. 15 et 16.
- 1904 *Karpoff, W.* : La caryocinèse dans les sommets des racines
chez la *Vicia Faba*; Annales Inst agron. Moscou,
X, 1 pl.
- 1904 *Kowalski, J.* : Reconstitution du noyau et formation des chro-
mosomes dans les cinèses somatiques de la
larve de Salamandre; La Cellule, XXI, 2^d fasc.,
349-379, Pls. 1 et 2.
- 1911 *Kundt, A.* : Die Entwicklung der Micro-und Macrosporangien
von *Salvinia natans*; Beih. z. Bot. Centralbl,
XXVII, 26-51, Pls. 6 et 7.
- 1910 *Kuwada, Y.* : A cytological study of *Oryza sativa* L.; Bot.
Mag. Tokyo, XXIV, 267-281, 2 figs., Pl. 8.
- 1916 *Laburu (de), J. A.* : Estructura y fisiologia del nucléolo en «*faba*
vulgaris»; Bol Soc. Esp. de Biol., sesión del
29 de Nov. de 1916, 11 pp., 3 pls.
- 1903 *Lawson, A. A.* : On the relationship of the nuclear membrane
to the protoplast; Bot. Gaz., XXXV, 305-319,
Pl. 15.
- 1907 *Leeuwen-Reijnvaan (van), J. et W.* : Über eine zweifache Reduktion bei der Bil-
dung der Geschlechtszellen und darauf folgende
Befruchtung mittels zwei Spermatozoiden und
über die Individualität der Chromosomen bei
einigen *Polytrichum*-Arten; Recueil Trav. Bot.
néerlandais, IV, 177-220 Pls. 5 et 6.
- 1908 » : Über die Spermatogenese der Moose, speziell
mit Berücksichtigung der Zentrosomen-und Re-
duktionsteilungsfragen; Ber. Deutsch. Bot. Ge-
sell., XXVI a, 301-308, Pl. 5.

- 1912 *Litardière (de), R.* : Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radulaire de quelques Polypodiacées; C. R. Acad. Sc. Paris. CLIV, 1097-1100.
- 1913 " : Sur les phénomènes de la métaphase, de l'anaphase et de la télophase dans la cinèse somatique du *Hyacinthus orientalis*; Bull. Soc. Bot. de Fr., LX, 216-219.
- 1910 *Lundegårdh, H.* : Ueber Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*; Svensk. Bot. Tidskr., IV, 174-196, 11 figs.
- 1912 A " : Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebenden Material; Jahrb. f. wiss. Bot., LI, 236-282, 8 figs., Pl. 2.
- 1912 B " : Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen; Arch. f. Zellforsch., IX, 205-330, 9 figs., Pls. 17-19.
- 1912 C " : Chromosomen, Nucleolen, und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese; Beitr. z. Biol. der Pflanzen, XI, 373-542, 7 figs., Pls. 11-14.
- 1912 *Lutz, A. M.* : Triploid mutants in *Oenothera*; Biol. Centralbl., XXXII, 385-435, 7 figs.
- 1905 *Martins Mano, Th.* : Nucléole et chromosomes dans le méristème radulaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*; La Cellule, XXII, 1^{er} fasc., 57-76, Pls. 1-4.
- 1913 *McAllister, R.* : On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*; Trans. Wisc. Acad. of Sc., Arts and Lett., XVII, 599-660, Pls. 56-58.
- 1912 *Meek, C. F. U.* : A metrical analysis of chromosome complexes, showing correlation of evolutionary development and chromatin thread-width throughout the animal Kingdom; Phil. Trans. Roy. Soc. London, Series B, CCIII, 1-74, 13 figs., Pls. 1-5.
- 1920 " : A further study of chromosome dimensions; Proc. Roy. Soc. London, Series B, XCI, 157-165, Pls. 2 et 3.
- 1904 *Merriman, M. L.* : Vegetative cell division in *Allium*; Bot. Gaz., XXXVII, 178-207, Pls. 11-13.
- 1913 *Muckermann, H.* : Zur Anordnung, Trennung und Polwanderung der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase der somatischen Karyokinese bei Urodelen; La Cellule, XXVIII, 2^d fasc., 233-253, Pls. 1 et 2.

- 1909 Müller, H. A. Cl. : Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*; Jahrb. f. wiss. Bot., XLVII, 99-117, Pls. 1-3.
- 1912 » : Kernstudien an Pflanzen. I und II. [I. Die typische Kernteilung von *Najas Marina* L.; II. Über ungleich grosse Chromosomen]; Arch. f. Zellforsch., VIII, 1-51, Pls. 1 et 2.
- 1911 Nakao, M. : Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids; Journ. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univers., IV, 3^e part. 173-190, Pls. 10-13.
- 1899 Némec, B. : Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*; Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII, 313-336, Pls. 3.
- 1910 » : Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin, 532 pp., 119 figs., 5 pls.
- 1913 Nicolosi-Roncati, F. : La cariocinesi nelle cellule vegetali. Stato attuale delle conoscenze e ricerche originali; Bull. dell' Orto Bot. della R. Univ. di Napoli, 120 pp., 1 pl.
- 1893 Overton, J. B. : On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants; Annals of Bot., VII, 139-143.
- 1905 » : Ueber Reduktionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII, 121-153, Pls. 6 et 7.
- 1909 A » : On the organization of the nuclei in the pollen mother cells of certain plants with especial reference to the permanence of the chromosomes; Annals of Bot., XXIII, 19-61, Pls. 1-3.
- 1909 B » : On the organization and reconstruction of the nuclei in the root-tips of *Podophyllum peltatum*; Report Brit. Ass. Adv. Sc. Winnipeg, Sect. K, 678-679 (Résumé dans : Science, XXXIII, 193-194 (1911)).
- 1909 Pace, L. : The gametophytes of *Calopogon*; Bot. Gaz., XLVIII, 126-137, Pls 7-9.
- 1910 » : Some peculiar fern prothallia; Bot. Gaz., L, 49-58, 7 figs.
- 1903 Pampaloni, L. : I fenomeni cariocinetici nelle cellule meristemali degli apici vegetativi di *Psilotum triquetrum*; Annali di Bot., I, 75-84, Pl. 4.

- 1897 Pfeffer, W. : Pflanzenphysiologie, I. Leipzig.
- 1889 Rabl, C. : Über Zelltheilung; Anat. Anz., IV, 21-30, 2 figs.
- 1914 Reed, T. : The nature of the double spireme in *Allium Ceba*; Annals of Bot., XXVIII, 271-279, Pls. 18 et 19.
- 1896 Rosen, F. : Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben; Beitr. z. Biol. der Pflanz., VII, 223-312, Pls. 3-5, 8 figs.
- 1909 Rosenberg, O. : Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen; Svensk. Bot. Tidskr., III, 64-77, Pl. 1.
- 1914 Sakamura, T. : Über die Kernteilung bei *Vicia Cracca* L.; Bot. Mag. Tokyo, XXVIII, 131-147, Pl. 2.
- 1920 » : Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen; Journ. of College of Sc. Tokyo Imp. Univ., XXXIX, Art. 11, 221 pp., 7 pls., 24 figs.
- 1913 Samuelsson, G. : Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen; Svensk. Bot. Tidskr., VII, 97-188, 17 figs.
- 1897 Schaffner, J. H. : The division of the macrospore nucleus, in COULTER, CHAMBERLAIN and SCHAFFNER : Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*; Bot. Gaz., XXIII, 430-452, Pls. 37-39.
- 1898 » : Karyokinesis in the root tips of *Allium Ceba*; Bot. Gaz., XXVI, 225-238, Pls. 21 et 22.
- 1892 Schottländer, P. : Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen; Beitr. z. Biol. der Pflanz., VI, 267-304, Pls. 4 et 5.
- 1913 A Schustow (von), L. : Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Ceba*; Anat. Anz., XLIII, 15-20, 24 figs.
- 1913 B » : Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Ceba*; Arch. f. Zellforsch., XI, 340-385, Pls. 14-16.
- 1914 A Sharp, L. W. : Somatic chromosomes in *Vicia*; La Cellule, XXIX, 2^d fasc., 297-331, Pls. 1 et 2.
- 1914 B » : Spermatogenesis in *Marsilia*; Bot. Gaz., LVIII, 419-431, Pls. 33 et 34.

- 1913 *Sheppard, E. J.* : The structure of the nucleus; Journ. of Roy. Micr. Soc., n° 216, 465-469, Pl. 21.
- 1904 *Sijpkens, B.* : Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*; Recueil des Travaux bot. néerlandais, n° 2-4, 160-218, Pls. 4-6.
- 1914 *Smet (de), E.* : Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées; La Cellule, XXIX, 2^d fasc., 335-377, Pls. 1-4.
- 1898 *Smith, W. R.* : A contribution to the life history of Pontederiaceæ; Bot. Gaz., XXV, 324-337, Pls. 19 et 20.
- 1900 " : The achromatic spindle in the spore mother cells of *Osmunda regalis*; Bot. Gaz., XXX, 361-377, Pl. 22.
- 1919 *Steil, W. N.* : A study of apogamy in *Nephrodium hirtipes* Hk.; Annals of Bot., XXXIII, 109-132, Pls. 5-7.
- 1898 *Stevens, W. C.* : Ueber Chromosomentheilung bei der Sporenbildung der Farne; Ber. Deutsch. Bot. Gesell., XVI, 261-265, Pl. 15.
- 1910 *Stomps, Th. J.* : Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Amsterdam, 162 pp., 3 pls.
- 1912 *Stout, A. B.* The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*; Arch. f. Zellforsch., IX, 114-140, Pls. 11 et 12.
- 1882 *Strasburger, E.* : Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zelltheilung; Arch. f. mikr. Anat., XXI, 476-590, Pls. 25-27.
- 1884 " : Die Controversen der indirecten Kernteilung; Arch. f. mikr. Anat., XXIII, 246-304, Pls. 13 et 14.
- 1894 A " : Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsvorgang der Organismen; Biol. Centralbl., XIV, 817-838; 849-866.
- 1894 B " : The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms; Annals of Bot., VIII, 281-316.
- 1895 " : Karyokinetische Probleme; Jahrb. f. wiss. Bot., XXVIII, 151-204, Pls. 2 et 3.
- 1900 " : Ueber Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich; Histol. Beitr., VI, 1-224, Pls. 1-4.
- 1905 " : Typische und allotypische Kerntheilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII, 1-71, Pl. 1.

- 1907 Strasburger, E. : Apogamie bei *Marsilia*; Flora, XCVII, 123-191, Pls. 3-8.
- 1908 Sykes, M. G. : Nuclear Division in *Funkia*; Arch. f. Zellforsch., I, 380-398, 1 fig., Pls. 8-9.
- 1909 » : Note on the nuclei of some unisexual plants; Annals of Bot., XXIII, 341.
- 1910 Tahara, M. : Über Kernteilung bei *Morus*; Bot. Mag. Tokyo, XXIV, 281-291, 1 fig., Pl. 9.
- 1915 A » : Parthenogenesis in *Erigeron annuus*; Bot. Mag. Tokyo, XXIX.
- 1915 B » : Cytological Studies on *Chrysanthemum*; Bot. Mag. Tokyo, XXIX.
- 1902 Tellesnitschky (von), K. : Zur Kritik der Kernstrukturen; Arch. f. mikr. Anat., LX, 681-706.
- 1905 » : Ruhekerne und Mitose; Arch. f. mikr. Anat., LXVI, 367-433, Pls. 24-28.
- 1915 Tischler, G. : Chromosomenzahl. — Form und — Individualität im Pflanzenreiche; Progr. Rei Bot., V, 164-284.
- 1913 Vandendries, R. : Le nombre des chromosomes dans la spermatogénèse des *Polytrichum*; La Cellule, XXVIII, 2^d fasc., 257-261, 11 figs.
- 1907 Vejdovsky, F. : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Kgl. böhm. Wiss. Prag, 1907, 101 pp., 5 figs., 9 pls.
- 1912 » : Zum Problem der Vererbungsträger; Kgl. böhm. Wiss. Prag, 1911-1912, 184 pp., 16 figs., 12 pls.
- 1904 Wager, H. : The nucleolus and nuclear division in the root apex of *Phaseolus*; Annals of Bot., XVIII, 29-95, Pl. 5.
- 1913 Walker, N. : On abnormal cell-fusion in the archegonium, and on spermatogenesis in *Polytrichum*; Annals of Bot., XXVI, 115-132, Pls. 13 et 14.
- 1911 Wefelscheid, G. : Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn, 50 pp., 1 pl.
- 1909 Wilson, M. : On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum*; Annals of Bot., XXIII, 141-157, Pls. 10 et 11.
- 1914 Winge, Ö. : The pollination and fertilization process in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* SIEB. et Zucc.; C. R. trav. Laboratoire de Carlsberg, XI, 1^e livr. (cité par WINGE, 1907)

- 1917 Winge, Ö. : The chromosomes. Their numbers and general importance; C. R. trav. Laboratoire de Carlsberg, 2^e livr., 131-257, 1 pl., 46 figs.
- 1919 Winiwarter (de), H. : Les mitoses de l'épithélium séminal du chat; Arch. de Biologie, XXX, fasc. 1, 1-87, 1 pl.
- 1899 Wisselingh (van), G. : Ueber das Kerngerüst; zweiter Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese; Bot. Zeit., LVII, 155-176, Pl. 5.
- 1915 Woodburn, W. L. : Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris* (GREV.) C. M.; Annals of Bot., XXIX, 441-456, Pl. 21.
- 1913 Yabe, Y. et Yasui, K. : On the life-history of *Ceratopteris thalictroides* BRONGN. (en japonais); Bot. Mag. Tokyo, XXVII, 233-245, Pl. 3, 6 figs.
- 1907 Yamanouchi, S. : Apogamy in *Nephrodium*; Bot. Gaz., XLIV, 142-146.
- 1908 A » : Sporogenesis in *Nephrodium*; Bot. Gaz., XLV, 1-30, Pls. 1-4.
- 1908 B » : Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium*; Bot. Gaz., XLV, 145-175, Pls. 6-8.
- 1908 C » : Apogamy in *Nephrodium*; Bot. Gaz., XLV, 289-319. Pls. 9 et 10.
- 1910 » : Chromosomes in *Osmunda*; Bot. Gaz., XLIX, 1-12, Pl. 1.
- 1911 Yasui, K. : On the life-history of *Salvinia natans*; Annals of Bot., XXV, 469-483, Pls. 41-43.
- 1896 Zimmermann, A. : Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes : eine kritische Litteraturstudie. Jena, 188 pp., 84 figs.

EXPLICATION DES FIGURES.

Les figures reproduites dans ce mémoire (sans aucune réduction) ont été dessinées à l'aide de l'appareil d'ABBE. Je me suis servi des objectifs apochromatiques à immersion de ZEISS, d. f. 2 mm. n. a. 1,30, d. f. 2 mm. n. a. 1,40, d. f. 1,5 mm. n. a. 1 30 et des oculaires compensateurs de ZEISS 8, 12 et 18. Après l'explication de chaque figure, je signalerai, au cas où il ne s'agirait pas du liquide de BENDA, le fixateur employé, puis la combinaison optique que j'ai utilisée, en indiquant seulement pour l'objectif la distance focale.

L'examen a toujours eu lieu à la lumière d'une lampe à pétrole ou à gaz, parfois filtrée à travers une solution d'oxalate de cuivre. Le pupitre à dessiner se trouvait à une hauteur de 8 cm. environ inférieure à celle de la platine du microscope.

Toutes les figures se rapportent à des noyaux de la racine, du rhizome ou de jeunes feuilles, excepté les FIG. 93 et 94, prises dans le tissu archésporial et la FIG. 219, relative à la métaphase hétérotypique.

PLANCHE I.

FIG. 1. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Début du tassement polaire des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 293)

FIG. 2. *H. tunbridgense*. — Sections transversales de chromosomes anaphasiques, montrant une zone plus faiblement teintée dans leur axe. Obj. 2, Oc. 18. (Page 301.)

FIG. 3. *H. tunbridgense*. — Tassement polaire des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12 (Page 293.)

FIG. 4. *H. tunbridgense*. — Chromosomes d'une figure au début du tassement polaire; le chromosome de gauche montre déjà l'alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 293.)

FIG. 5. *H. tunbridgense*. — Télaphase. Le cytoplasme a été déchiré autour du noyau, la membrane nucléaire est restée intacte et très visiblement tendue entre les extrémités chromosomiques; l'enchylème nucléaire apparaît grisâtre (1). Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 294, 361.)

FIG. 6. *H. tunbridgense*. — Télaphase. Noyau en catachromase, montrant les chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 293, 294.)

(1) La teinte a été trop fortement représentée. (Note ajoutée pendant l'impression.)

FIG. 7. *H. tunbridgense*. — Télaphase. Stade identique au précédent. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 293.)

FIG. 8. *H. tunbridgense*. — Télaphase. Chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 293.)

FIG. 9. *H. tunbridgense*. — Télaphase avancée (1). *Flemming fort*. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 294.)

FIG. 10. *H. tunbridgense*. — Télaphase avancée. *Flemming fort* (1). Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 294.)

FIG. 11. *H. tunbridgense*. — Noyau interphasique. *Flemming fort*. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 294, 295.)

FIG. 12. *H. tunbridgense*. — Détails des bandes alvéolisées au stade interphasique. *Flemming fort*. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 294.)

FIG. 13. *H. tunbridgense*. — Noyau quiescent foliaire observé sur le vivant (1) Obj. 2, Oc. 12. (Page 354.)

FIG. 14. *H. tunbridgense*. — Noyau quiescent foliaire, après fixation de 5 minutes à l'alcool acétique (formule de VAN BENEDEN et NEYT). Ob. 2, Oc. 12. (Page 355.)

FIG. 15. *H. tunbridgense*. — Détails de la structure nucléaire de la FIG. 14 Obj. 2, Oc. 18. (Page 355.)

FIG. 16. *H. tunbridgense*. — Noyau quiescent foliaire, après fixation au liquide de BENDA, enrobage et coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIN (1). Obj. 2, Oc. 12. (Page 354.)

FIG. 17. *H. tunbridgense*. — Prophase : début du processus anachromasique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 296.)

FIG. 18. *H. tunbridgense*. — Prophase : passage des bandes alvéolisées aux filaments en zigzag (1). Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 297.)

FIG. 19. *H. tunbridgense*. — Prophase : même stade (1). Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 297.)

FIG. 20. *H. tunbridgense*. — Prophase : même stade; disparition des derniers alvéoles des bandes chromosomiques. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 297.)

FIG. 21. *H. tunbridgense*. — Prophase : stade des filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 297.)

FIG. 22. *H. tunbridgense*. — Prophase : apparition du clivage longitudinal dans les filaments en zigzag; les mailles assez larges *a* et *b* représentent des restes d'alvéoles des bandes; il en est peut-être de même pour la maille *c*, qui serait en régression. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 298, 388.)

FIG. 23. *H. tunbridgense*. — Prophase : apparition du clivage longitudinal dans les filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 298.)

(1) La teinte de l'enchylème a été reproduite trop foncée. (Note ajoutée pendant l'impression.)

FIG. 24. *H. tunbridgense*. — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 298.)

FIG. 25. *H. tunbridgense*. — Prophase : filaments chromosomiques à un stade un peu ultérieur à celui de la FIG. 24. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 298, 299)

FIG. 26. *H. tunbridgense*. — Prophase : idem. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 299.)

FIG. 27. *H. tunbridgense* — Noyau en fin de prophase : la division longitudinale des chromosomes est moins visible qu'aux stades précédents; en *a* une solution de continuité de la substance chromosomique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 306.)

FIG. 28. *H. tunbridgense*. — Métaphase : chromosomes à insertion médiane, intermédiaire et terminale; le chromosome de la partie supérieure de la figure présente une solution de continuité avec une fine ligne chromatique reliant chaque bord. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 406.)

FIG. 29. *H. tunbridgense*. — Métaphase; une gouttelette nucléolaire irrégulière est située à l'extrémité d'un chromosome. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 382.)

FIG. 30. *H. tunbridgense*. — Métaphase : chromosome à insertion subterminale, celle-ci se fait suivant un petit cône. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Page 300.)

FIG. 31. *H. tunbridgense* — Métaphase : chromosomes avec solutions de continuité. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Pages 300, 406.)

FIG. 32. *H. tunbridgense*. — Début de l'anaphase : chromosomes-filles commençant à se séparer à leurs points d'insertion; dans le chromosome *a*, les moitiés-filles sont réunies par des travées transversales. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 398.)

FIG. 33. *H. tunbridgense*. — Début de l'anaphase : séparation des chromosomes-filles. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 300, 398.)

FIG. 34. *H. tunbridgense* — Anaphase : stade ultérieur à celui de la fig. précédente. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 300.)

FIG. 35. *H. tunbridgense*. — Anaphase : portion d'une couronne-fille non loin du pôle. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 301.)

FIG. 36. *H. tunbridgense*. — Anaphase : chromosomes proches du pôle montrant des solutions de continuité. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 300, 406.)

PLANCHE II.

FIG. 37. *Hymenophyllum demissum*. — Télaphase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 302.)

FIG. 38. *H. demissum*. — Prophase : début du clivage longitudinal des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. 39. *H. demissum*. — Prophase : noyau à un stade avancé de cette période. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. 40. *H. demissum*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 302, 348.)

FIG. 41. *H. demissum*. — Chromosomes métaphasiques montrant une répartition irrégulière de leur substance; la présence d'une membrane chromosomique est manifeste. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 302, 408.)

FIG. 42. *H. asplenioides*. — Télaphase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 302.)

FIG. 43. *H. fucoides*. — Télaphase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. 44. *Trichomanes reniforme*. — Télaphase : alvéolisation catachromasique. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. 45. *Trichomanes Colensoi*. — Prophase : bandes alvéolisées au début du processus d'anachromase. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 302.)

FIG. 46. *Leptopteris superba*. — Chromosomes anaphasiques au début du tassement polaire, déjà en partie alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 303.)

FIG. 47. *L. superba*. — Télaphase : alvéolisation des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 48. *L. superba*. — Télaphase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 303.)

FIG. 49. *L. superba*. — Télaphase, stade avancé. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 50 et 51. *L. superba*. — Interphase : tronçons de bandes chromosomiques (fond de noyau). Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 303, 364.)

FIG. 52. *L. superba*. — Prophase : passage des bandes aux filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 53. *L. superba*. — Prophase : stade des filaments en zigzag, portant encore quelques restes des mailles des bandes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 54. *L. superba*. — Prophase : début de la division longitudinale, certains filaments ne présentent déjà plus leur allure flexueuse. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 55. *L. superba*. — Prophase : chromosomes à un stade ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 303.)

FIG. 56. *L. superba*. — Prophase : stade ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 57. *L. superba*. — Chromosomes métaphasiques (insertion terminale). Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 58. *L. superba*. — Chromosomes anaphasiques proches du pôle. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 303.)

FIG. 59. *Osmunda cinnamomea*. — Télaphase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 304.)

FIG. 60. *O. cinnamomea*. — Bandes chromosomiques alvéolisées à un stade avancé de la télaphase. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 304.)

FIG. 61. *O. cinnamomea*. — Bande chromosomique d'un noyau à l'interphase. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 304, 364.)

FIG. 62. *O. cinnamomea*. — Prophase : bandes chromosomiques au début du processus d'anachromase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. 63. *O. cinnamomea*. — Prophase : passage des bandes alvéolisées aux filaments en zigzag. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. 64. *O. cinnamomea*. — Même stade. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. 65. *O. cinnamomea*. — Prophase : filaments en zigzag. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 374.)

FIG. 66. *O. cinnamomea*. — Prophase : début du clivage longitudinal. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 391.)

FIG. 67. *O. cinnamomea*. — Prophase : stade un peu ultérieur. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 391.)

FIG. 68. *O. cinnamomea*. — Prophase : chromosomes à un stade encore ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 304, 391.)

FIG. 69. *O. cinnamomea*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle : le chromosome 1 possède une insertion intermédiaire, les autres une insertion terminale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 305.)

FIG. 70. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Prophase : chromosomes longitudinalement divisés. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 304, 391.)

FIG. 71. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Métaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 304.)

FIG. 72. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Dissociation dicentrique des chromosomes-filles à l'anaphase. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 305, 398.)

PLANCHE III.

FIG. 73. *Pteris cretica*. — Début du tassement polaire des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 305.)

FIG. 74. *P. cretica*. — Télaphase : au milieu du noyau, on remarque des gouttelettes très colorées, début de la formation des nucléoles. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 305, 380.)

FIG. 75. *P. cretica*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 12. (Page 305.)

FIG. 76. *P. cretica*. — Portions de chromosomes télaphasiques. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 305.)

FIG. 77. *P. cretica*. — Télaphase avancée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 306.)

FIG. 78. *P. cretica*. — Interphase, noyau du périlème. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 12. (Pages 307, 371.)

FIG. 79. *P. cretica*. — Interphase (fond de noyau). *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Pages 307, 371.)

FIG. 80. *P. cretica*. — Interphase, noyau du plérome avec lacunes périnucléolaires. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Page 307.)

FIG. 81. *P. cretica*. — Prophase : début de la reconcentration des filaments chromosomiques. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Page 307.)

FIG. 82. *P. cretica*. — Prophase : début de la reconcentration des filaments chromosomiques. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Page 307.)

FIG. 83. *P. cretica*. — Prophase : stade ultérieur; les filaments chromosomiques ont perdu entièrement leur aspect moniliforme. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. 84. *P. cretica*. — Prophase : stade un peu ultérieur. Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. 85. *P. cretica*. — Prophase : filaments chromosomiques en clivage longitudinal. Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. 86. *P. cretica*. — Fin de la prophase : la fente de division longitudinale est complètement voilée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 308.)

FIG. 87. *P. cretica*. — Métaphase vue de face; à remarquer une gouttelette nucléolaire piriforme située à l'extrémité distale d'un chromosome et une autre plus petite à la limite du fuseau et du cytoplasme (1). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 382.)

FIG. 88. *P. cretica*. — Métaphase vue du pôle : les chromosomes périphériques seuls ont été figurés; on remarquera les insertions terminales et l'écartement très net de certains chromosomes-filles. Obj. 2, Oc. 18. (Page 310.)

FIG. 89. *P. cretica*. — Dissociation dicentrique des chromosomes-filles à l'anaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 398.)

FIG. 90. *Alsophila phalerata*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 91. *A. Marshalliana*. — Télaphase; en *a* le chromosome paraît présenter une très faible alvéolisation. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 92. *Dryopteris mollis* (méristème radulaire). — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 377, 385.)

FIG. 93. *D. mollis* (tissu archésporial). — Télaphase, stade un peu antérieur à celui de la FIG. 92. Obj. 2, Oc. 12. (Pages 312, 374, 385.)

FIG. 94. *D. mollis* (tissu archésporial). — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 374, 385.)

FIG. 95. *D. mollis*. — Prophase, stade assez avancé; les chromosomes montrent encore çà et là des indices de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 391.)

(1) La gouttelette nucléolaire située à la partie supérieure de la figure aurait dû être représentée comme touchant au chromosome. (*Note ajoutée pendant l'impression.*)

FIG. 96. *D. mollis*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle : le chromosome 1 est à insertion médiane, les autres à insertion terminale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 97. *Oleandra articulata*. — Télaphase avancée. Obj. 2, Oc. 12. (Page 312.)

FIG. 98. *Phyllitis Scolopendrium*. — Chromosomes télaphasiques; en *a* un indice d'alvéolisation. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 99. *P. Scolopendrium*. — Prophase : filaments flexueux à un stade un peu antérieur à celui de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. 100. *P. Scolopendrium*. — Fin de prophase : la division longitudinale des chromosomes est encore bien visible. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 101. *Doodia aspera*. — Chromosomes métaphasiques vus du pôle : les chromosomes 1 et 2 sont à insertion médiane, le chromosome 3 à insertion médiane, les autres à insertion terminale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 102. *D. aspera*. — Chromosomes métaphasiques vus de face : le chromosome 1 est à insertion médiane. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 103. *Adiantum capillus-Veneris*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 104. *Polypodium aureum*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 366.)

FIG. 105. *P. aureum*. — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 12. (Page 313.)

FIG. 106. *P. aureum*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 107. *P. aureum*. — Fin de prophase : division longitudinale bien apparente. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 108. *P. aureum*. — Chromosomes métaphasiques vus de face. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 109. *P. vulgare*. — Début de télaphase. Obj. 2, Oc. 12. (Page 312.)

PLANCHE IV.

FIG. 110. *P. vulgare*. — Télaphase : chromosomes non alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 111. *P. vulgare*. — Télaphase : chromosomes non alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 112, 113, 114. *P. vulgare*. — Télaphase : chromosomes non alvéolisés et chromosomes au moins en partie alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 115. *P. vulgare*. — Chromosomes d'un noyau de télaphase avancée. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 116. *P. vulgare*. — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 12. (Page 313.)

FIG. 117. *P. vulgare*. — Noyau interphasique; en *a* et en *b* deux petites mailles (1). Obj. 2, Oc. 18. (Page 313)

FIG. 118. *P. vulgare*. — Prophase : début du processus d'anachromase. Obj. 2, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. 119. *P. vulgare*. — Prophase : même stade. Obj. 2, Oc. 18. (Page 314.)

FIG. 120. *P. vulgare*. — Prophase : stade ultérieur (filaments flexueux). Obj. 2, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. 121. *P. vulgare*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 122. *P. vulgare*. — Métaphase vue de face; en *a* une scission transversale. Obj. 2, Oc. 18. (Page 406.)

FIG. 123. *P. vulgare* forma *cornubiense*. — Télaphase avancée. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 312, 366)

FIG. 124. $\times$ *P. Schneideri*. — Télaphase avancée : filaments chromosomiques dimorphes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 312, 313, 365.)

FIG. 125. $\times$ *P. Schneideri*. — Noyau interphasique : filaments chromosomiques dimorphes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 314, 365.)

FIG. 126. $\times$ *P. Schneideri*. — Noyau interphasique : filaments chromosomiques dimorphes. *Bouin*. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 313 365.)

FIG. 127. $\times$ *P. Schneideri*. — Prophase : filaments chromosomiques devenus semblables (noyau d'une cellule du plérome). Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 314.)

FIG. 128. $\times$ *P. Schneideri*. — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale (noyau de l'initiale de la racine). Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 129. *Ceratopteris thalictroides*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 130. *Gleichenia flabellata*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 131. *G. flabellata*. — Noyau interphasique. Ob. 2, Oc. 12. (Page 312.)

FIG. 132. *Marsilea quadrifolia*. — Fin de télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312.)

FIG. 133. *M. quadrifolia* — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 313, 371.)

FIG. 134. *M. quadrifolia*. — Prophase : début du processus d'anachromase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 314.)

FIG. 135. *M. Drummondii*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 312)

FIG. 136. *M. Drummondii*. — Métaphase; nombreux globules nucléolaires dans le fuseau. Obj. 2, Oc. 12. (Page 382.)

FIG. 137. *Pilularia globulifera*. — Noyau interphasique (cellule du plérome). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 313, 371)

FIG. 138. *P. globulifera*. — Prophase : début du phénomène d'anachromase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 314.)

(1) Cette figure a été mal reproduite. Page 313, on trouvera un dessin dans le texte, dessin beaucoup plus fidèle, FIG. A. (Note ajoutée pendant l'impression.)

FIG. 139. *P. globulifera*. — Prophase : division longitudinale des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 140 et 141. *P. globulifera*. — Chromosomes anaphasiques près du pôle; quelques-uns sont en V à branches inégales. Obj. 2, Oc. 18. (Page 316.)

FIG. 142. *Ophioglossum vulgatum* — Télaphase avancée. Obj. 2, Oc. 18 (Page 312.)

FIG. 143. *O. vulgatum*. — Métaphase vue de face. Obj. 2, Oc. 12. (Page 315.)

FIG. 144. *O. vulgatum*. — Métaphase : portion de figure vue du pôle. Obj. 2, Oc. 18. (Page 315.)

FIG. 145. *O. vulgatum*. — Anaphase avancée. Obj. 2, Oc. 12. (Page 316.)

FIG. 146. *Azolla caroliniana*. — Tassement polaire des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 316.)

FIG. 147 et 148. *A. caroliniana*. — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 317.)

FIG. 149. *A. caroliniana*. — Télaphase, stade plus avancé. Obj. 2, Oc. 18 (Page 317.)

FIG. 150 et 151. *A. caroliniana*. — Noyau interphasique d'une cellule du plérome. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 317, 371, 378.)

FIG. 152 et 153. *A. caroliniana*. — Noyau interphasique d'une cellule du dermatogène. Obj. 2, Oc. 18 (Pages 317, 371, 378.)

PLANCHE V.

FIG. 154 et 155. *A. caroliniana*. — Noyau interphasique d'une cellule du calyptrogène. Obj. 1,5, Oc. 18. (Pages 317, 371, 378.)

FIG. 156. *A. caroliniana*. — Début de la prophase. Obj. 2, Oc. 18. (Page 318.)

FIG. 157. *A. caroliniana*. — Fin de la prophase : division longitudinale des chromosomes (visible dans les chromosomes *a*, *b*, *c*). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 318, 378.)

FIG. 158. *A. caroliniana*. — Métaphase vue de face. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 318, 394.)

FIG. 159. *A. caroliniana*. — Anaphase avancée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 318.)

FIG. 160. *Salvinia auriculata* — Télaphase. Obj. 2, Oc. 18 (Page 319.)

FIG. 161. *S. auriculata*. — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 378.)

FIG. 162, 163 (1), 164, 165 (1). *S. auriculata*. — Noyau interphasique avec cristalloïdes protéiques. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 378.)

FIG. 166. *S. auriculata*. — Fin de prophase : division longitudinale visible dans quelques chromosomes (*a* et *b*). Obj. 2, Oc. 18 (Pages 319, 378.)

FIG. 167. *S. auriculata*. — Métaphase vue de face; on remarquera un cristalloïde à la limite du fuseau et du cytoplasme. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 394.)

FIG. 167 bis. *S. natans*. -- Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Page 319.)

(1) Un corpuscule chromosomique a été par erreur représenté comme ayant une partie centrale claire. (Note ajoutée pendant l'impression.)

- FIG. 168. *Blechnum occidentale*. — Télaphase. Obj. 1,5, Oc. 8. (Page 320.)
- FIG. 169. *B. occidentale*. — Télaphase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18 (Pages 320, 321.)
- FIG. 170. *B. occidentale*. — Chromosomes télophasiques non alvéolisés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 320.)
- FIG. 171. *B. occidentale*. — Interphase (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 321.)
- FIG. 172. *B. occidentale*. — Prophase : bandes alvéolisées (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 321.)
- FIG. 173. *B. occidentale*. — Prophase : transformation des bandes en filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 321.)
- FIG. 174. *B. occidentale*. — Prophase : stade des filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 321.)
- FIG. 175. *B. occidentale*. — Prophase : début de la division longitudinale. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 322.)
- FIG. 176. *B. occidentale*. — Prophase : disparition apparente de la fente de division longitudinale; elle est encore visible dans les chromosomes 1 et 2. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 322.)
- FIG. 177. *B. occidentale*. — Métaphase vue du pôle : chromosomes périphériques montrant les uns une insertion terminale, les autres (1, 2, 3) une insertion intermédiaire. Obj. 2, Oc. 18. (Page 322.)
- FIG. 178. *B. occidentale*. — Chromosomes anaphasiques. Obj. 2, Oc. 18. (Page 322.)
- FIG. 179. *Trichomanes radicans*. — Début du tassement polaire des chromosomes. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 180. *T. radicans*. — Chromosome télophasique alvéolisé. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 181. *T. radicans*. — Télaphase : transformation de chromosomes en filaments à contour en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 182. *T. radicans*. — Prophase : bandes chromosomiques alvéolisées au début du processus d'anachromase. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 183. *T. radicans*. — Prophase : passage des bandes aux filaments en zigzag. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 184. *T. radicans*. — Prophase : stade des filaments en zigzag; certains filaments ont déjà rectifié leur irrégularité. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 185. *T. radicans*. — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale. Obj. 1,5, Oc. 12. (Page 323.)
- FIG. 186. *Marattia fraxinea*. — Télaphase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 323.)

FIG. 187. *M. fraxinea*. — Prophase : bandes chromosomiques alvéolisées. Obj. 2, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. 188. *M. fraxinea*. — Prophase : filaments chromosomiques en division longitudinale. Obj. 2, Oc. 12. (Page 323.)

FIG. 189. *M. fraxinea*. — Prophase : stade ultérieur. Obj. 2, Oc. 18. (Page 323.)

FIG. 190. *Angiopteris d'Urvilleana*. — Télaphase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 323.)

PLANCHE VI. (1)

FIG. 191. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Métaphase vue du pôle (cellule périlématique du sommet du rhizome) : 24 chromosomes env.

B. Partie des chromosomes situés dans la coupe précédente; **C.** Partie des chromosomes situés dans la coupe suivante. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 334, 336, 348, 351, 406.)

FIG. 192. *H. tunbridgense*. — Métaphase vue du pôle (cellule apicale d'une feuille) : 24 chromosomes env. A gauche de la figure, une déchirure a entraîné l'arrachement des portions *a* et *a'* d'un chromosome. Le chromosome 1 présente une large entaille. On remarquera les anastomoses entre chromosomes.

B. Partie des chromosomes situés dans la coupe précédente. **C.** Partie des chromosomes situés dans la coupe suivante. *Flemming fort.* Obj. 1,5, Oc. 12. (Pages 299, 300, 334, 336, 348, 351, 379, 406.)

FIG. 193. *Alsophila excelsa*. — Métaphase vue du pôle : 138 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 337.)

FIG. 194. *Dryopteris Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *crenata*. — Métaphase vue du pôle : 130 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. 195. *D. Filix-mas* subsp. *eu-Filix-mas* var. *Borreri*. — Métaphase vue du pôle : 130 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. 196. *D. spinulosa* subsp. *dilatata* var. *oblonga*. — Métaphase vue du pôle : 130 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. 197. *Saccoloma domingense*. — Métaphase vue du pôle : 90 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 351, 398.)

FIG. 198 *Dennstaedtia cornuta*. — Métaphase vue du pôle :

A. Chromosomes périphériques (35); on remarquera des éléments de longueur différente, 3 μ environ (chromosomes *A*) et 5 μ environ (chromosomes *B*); les chromosomes numérotés de 1 à 9 possèdent une insertion intermédiaire.

B. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (35 chromosomes).

C. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (22 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 92. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 334, 335, 347, 351, 398.)

(1) Les indications relatives aux figures de cette planche portent par erreur « Polypodiacées (194-213) ». Il faut lire 205 au lieu de 213. (*Note ajoutée pendant l'impression.*)

FIG 199. *Phyllitis Scolopendrium* — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ; on remarquera des anastomoses entre chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 337, 349, 379.)

FIG. 200. *Ph. Scolopendrium* forma *crispum*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ; en *a*, une solution de continuité de la substance chromosomique. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 337, 349, 406.)

FIG. 201. *Ph. Scolopendrium* forma *ramo-marginatum*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ; on remarquera le calibre bien plus faible des chromosomes que dans le *Ph. Scolopendrium* type et forma *crispum*. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 337.)

FIG. 202. *Asplenium Adiantum-nigrum* subsp. *nigrum* var. *argutum*. — Métaphase vue du pôle : 124 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Page 335)

FIG. 203. *Woodwardia radicans*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335.)

FIG. 204. *Adiantum capillus-Veneris*. — Métaphase vue du pôle : 62 chromosomes au minimum; en α et β probablement deux fragments arrachés à des chromosomes; le chromosome *r* possède une insertion subterminale. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 338, 348, 379, 398.)

FIG. 205. *A. cuneatum*. — Métaphase vue du pôle :

A. Chromosomes périphériques (38).

B. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (30 chromosomes).

C. Sections optiques des chromosomes visibles au plan inférieur (46 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 144. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 335, 338, 348.)

PLANCHE VII.

FIG. 206 *Pteris cretica* (exemplaire de culture. — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 351.)

FIG. 207. *P. cretica* (exemplaire de culture). — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ; on remarquera des éléments de longueur différente, 2,25 μ environ (chromosomes *A*) et 3 μ environ (chromosomes *B*). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 347, 351)

FIG 208. *P. cretica* (exemplaire de culture). — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 351, 398.)

FIG. 209. *P. cretica* (exemplaire sauvage. provenant d'Erbalunga, Corse). — Métaphase vue du pôle : 60 chromosomes environ; on remarquera des anastomoses entre les chromosomes 1 et 2. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 310, 335, 338, 351, 398.)

FIG. 210. *P. cretica* var. *Ouvrardii*. — Métaphase vue du pôle : 120 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18 (Pages 335, 338)

FIG. 211. *P. cretica* var. *albo-lineata*. — Métaphase vue du pôle :

A. Chromosomes périphériques (34); on remarquera des éléments de longueur différente, 4 μ environ (chromosomes *A*) et 2,80 μ environ (chromosomes *B*).

B. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (26 chromosomes).

C. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (20 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 80. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 335, 338, 347)

FIG. 212. *P. multifida*. — Métaphase vue du pôle :

A. Chromosomes périphériques (45).

B. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (46 chromosomes).

C. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (19 chromosomes). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 110. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 335.)

FIG. 213. *P. dentata*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 335.)

FIG. 214. *P. tremula*. — Métaphase vue du pôle :

A. Chromosomes périphériques (66).

B. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan supérieur (95 chromosomes).

C. Sections optiques des chromosomes centraux visibles au plan inférieur (33 chromosomes environ). — Le nombre total des chromosomes est d'environ 194. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 334, 335, 339.)

FIG. 215. *Polypodium aureum*. — Métaphase vue du pôle : 72 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 379.)

FIG. 216. *Ceratopteris thalictroides*. — Métaphase vue du pôle : 140 chromosomes environ; on remarquera un certain nombre de chromosomes à insertion intermédiaire et des chromosomes de longueurs diverses (les plus longs atteignent environ 12 μ). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 339, 347.)

FIG. 217. *Lygodium japonicum*. — Métaphase vue du pôle : 90 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 335, 379.)

FIG. 218. *Leptopteris superba*. — Métaphase vue du pôle : 42 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 335, 339.)

FIG. 219. *Osmunda cinnamomea*. — Métaphase vue du pôle : 44 chromosomes; le chromosome 1 présente une scission transversale; en α un petit fragment arraché à un chromosome. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 336, 342, 379, 406.)

FIG. 220. *O. regalis* var. *obtusiuscula*. — Métaphase hétérotypique vue du pôle : 22 chromosomes. Bouin. Obj. 2, Oc. 12. (Page 341.)

FIG. 221. *O. regalis* var. *Plumieri*. — Métaphase vue du pôle : 44 chromosomes; le chromosome 1 est formé de deux tronçons, dus certainement à un arrachement qui s'est produit au niveau d'une scission transversale. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 336, 340.)

PLANCHE VIII.

FIG. 222. *O. regalis* var. *Plumieri*. — Métaphase vue du pôle : 44 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 304, 336, 340.)

FIG. 223 et 224. *Azolla caroliniana*. — Métaphase vue du pôle : 48 chromosomes; on remarquera les anastomoses entre chromosomes. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Pages 318, 336, 347, 351, 379, 395.)

FIG. 225 et 226. *Salvinia auriculata*. — Métaphase vue du pôle : 64 chromosomes; on remarquera les anastomoses entre chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 319, 336, 347, 351, 379, 395.)

FIG. 227. *Marsilea quadrifolia*. — Métaphase vue du pôle : 32 chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 336.)

FIG. 228, 229, 230, 231, 232, 233. *Pilularia globulifera*. — Métaphase vue du pôle : 36 chromosomes. *Flemming fort.* Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 336, 343, 351.)

FIG. 234. *Angiopteris evecta*. — Métaphase vue du pôle : 80 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 323, 336.)

FIG. 235. *A. d'Urvilleana*. — Métaphase vue du pôle : 80 chromosomes environ; en *a* une scission transversale d'un chromosome. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 323, 336, 406.)

FIG. 236. *Marattia fraxinea*. — Métaphase vue du pôle : 72 chromosomes environ. Obj. 2, Oc. 18. (Page 336.)

FIG. 237. *Nephrolepis exaltata* forma *Piersonii*. — Portion d'une métaphase vue du pôle : chromosomes périphériques de longueur inégale, 2 μ env. (chromosome A), 2,50 μ env. (chromosomes B), 4 μ env. (chromosomes C), 4,50 μ env. (chromosome D), 5,50 μ env. (chromosome E). Obj. 2, Oc. 18. (Pages 315, 347.)

FIG. 238. *Dryopteris setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosomes A), 1,50 μ env. (chromosomes B), 2 μ env. (chromosomes C), 2,50 μ env. (chromosome D), 3 μ env. (chromosomes E). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. 239. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1,50 μ env. (chromosomes B), 2 μ env. (chromosomes C), 2,50 μ env. (chromosome D), 3 μ env. (chromosomes E). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. 240. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosomes A), 1,50 μ env. (chromosomes B), 2 μ env. (chromosomes C), 2,50 μ env. (chromosomes D), 3 μ env. (chromosomes E). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. 241. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosome A), 1,50 μ env. (chromosomes B), 2 μ env. (chromosome C), 2,50 μ env. (chromosomes D), 3 μ env. (chromosomes E). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. 242. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du périblème) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 μ env. (chromosomes A), 1,50 μ env. (chromosomes B), 2 μ env. (chromosomes C), 2,50 μ env. (chromosome D), 3 μ env. (chromosomes E). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. 243. *D. setigera*. — Portion d'une métaphase vue du pôle (cellule du dermatogène) : chromosomes périphériques de longueur inégale, 1 50 μ env. (chromosomes B), 2 μ env. (chromosomes C), 2,50 μ env. (chromosome D), 4 μ env. (chromosome F). Obj. 2, Oc. 18. (Page 347.)

FIG. 244. *Woodwardia radicans*. — Origine des « caryosomes ». (Noyau d'une cellule du périblème, proche de l'initiale) : en *a* et *b*, on remarque deux points nodaux plus fortement colorés. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 245. *W. radicans*. — Origine des « caryosomes ». (Noyau d'une cellule du périblème, 12^e cellule au-dessus de l'initiale). Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 246. *W. radicans*. — « Caryosomes » dans un noyau d'une cellule du périblème (6^e cellule au-dessus de l'initiale); en *a* une gouttelette vacuolisée. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 247. *W. radicans*. — « Caryosomes » dans un noyau d'une cellule du dermatogène (13^e cellule au-dessus de l'initiale). Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 248. *W. radicans*. — Noyau d'une cellule âgée du dermatogène : les « caryosomes » sont volumineux, le « réseau » chromosomique à peine coloré. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 249. *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata*. — Origine des « caryosomes » (Noyau d'une cellule du périblème, proche de l'initiale). Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 250. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — « Caryosomes » indépendants des filaments chromosomiques et vacuolisés. (Noyau d'une cellule du périblème, 4^e cellule au-dessus de l'initiale.) Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 251. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Noyau d'une cellule du périblème de la région sous-méristématique : « caryosomes » plus développés que dans la fig. 249. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 252. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Noyau âgé d'une cellule du dermatogène : « caryosomes » vacuolisés, volumineux, « réseau » chromosomique presque indistinct. Obj. 2, Oc. 18. (Page 403.)

FIG. 253. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Métaphase dans une cellule de la région sous-méristématique : présence de « caryosomes » vacuolisés, à la limite du fuseau et du cytoplasme. Obj. 2, Oc. 12. (Page 403.)

FIG. 254. *D. spinulosa* subsp. *dilatata*. — Stade de télophase dans une cellule du périblème de la région sous-méristématique : présence de « caryosomes » vacuolisés, au voisinage des deux noyaux-filles. Obj. 2, Oc. 12. (Page 403.)

FIG. 255. *Ephedra fragilis*. — Télaphase : chromosomes alvéolisés. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 359.)

FIG. 256. *E. fragilis*. — Télaphase : stade ultérieur. Obj. 1,5, Oc. 18. (Page 359.)

FIG. 257. *Carex ligerica*. — Noyau interphasique. Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. 258 et 259. *C. ligerica*. — Prophase : stade d'allongement des chromosomes. Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. 260. *C. ligerica*. — Fin de prophase : les chromosomes se sont raccourcis. Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. 261. *C. plantaginea*. — Prophase : stade d'allongement des chromosomes (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. 262. *C. plantaginea*. — Prophase : les chromosomes se sont raccourcis (fond de noyau). Obj. 2, Oc. 18. (Page 378.)

FIG. 263. *C. plantaginea*. — Métaphase vue du pôle : chromosomes groupés en séries linéaires. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 378, 395.)

FIG. 264, 265, 266. *Funcus conglomeratus*. — Métaphase vue du pôle ; chromosomes groupés en séries linéaires. Obj. 2, Oc. 18. (Pages 386, 395.)

TABLE DES MATIÈRES.

	PAGE.
<i>Introduction</i>	7
<i>Matériel et technique</i>	II
I. Matériel	II
II. Technique	13

PREMIÈRE PARTIE.

ÉVOLUTION CARYOCINÉTIQUE DES CHROMOSOMES

<i>I Aperçu bibliographique</i>	17
SECTION I.	18
§ I. La catachromase	18
A. Persistance de l'élément chromosomique	19
1° Alvéolisation	19
2° Division longitudinale catachromasique	21
3° Spiratisation	22
4° Scission en granules	23
5° Étirement, processus aboutissant à la formation d'agréats chromatiques et absence de modifications morphologiques	24
Indépendance ou aboutement des chromosomes	25
Les anastomoses	25
B. Dissolution de l'élément chromosomique	25
§ II. L'interphase	27
§ III. L'anachromase	28
A. Formation des chromosomes définitifs	28
1° Bandes alvéolisées donnant naissance à des chromosomes définitifs ou à des filaments en zigzag	29
2° Bandes doubles	30
3° Spirales	31
4° Édification des chromosomes à partir de granules	31
5° Édification des chromosomes à l'aide de filaments simples, non disposés en spirale ou à partir d'agréats chromatiques	32
6° Édification des chromosomes après dissolution	33
Indépendance ou aboutement des chromosomes	33
B. La division longitudinale	34
§ IV. La métaphase et l'anaphase	35
SECTION II. Recherches sur les Ptéridophytes	37
§ I. La catachromase	38
1° Les chromosomes subissent une alvéolisation	38
2° Les chromosomes sont le siège d'une division longitudinale	38
3° Les chromosomes ne subissent ni alvéolisation ni division longitudinale	39

	PAGE
§ II. L'interphase	39
§ III. L'anachromase	41
§ IV. La métaphase et l'anaphase	43
II. Observations personnelles	44

CHAPITRE I.

Hymenophyllum tunbridgense et espèces se rattachant à ce type.

1. Hymenophyllum tunbridgense	45
§ I. Le tassement polaire et la catachromase	45
§ II. L'interphase	46
§ III. L'anachromase	48
1° Stade des bandes alvéolisées	48
2° Stade de passage des bandes aux filaments en zigzag	48
3° Stade des filaments en zigzag	49
4° Stade d'apparition de la division longitudinale	50
5° Fin de l'anachromase	51
§ IV. La métaphase	51
§ V. L'anaphase	52
2 Espèces se rattachant au type de l'Hymenophyllum tunbridgense	53
α. Hymenophyllum asplenioides, demissum et fucoides	53
β. Trichomanes reniforme et Colensoi	54
γ. Leptopteris superba	54
δ. Osmunda cinnamomea et regalis	56

CHAPITRE II.

Pteris cretica et espèces se rattachant à ce type

1. Pteris cretica	57
§ I. Le tassement polaire et la catachromase	57
§ II. L'interphase	58
§ III. L'anachromase	59
1° Stades antérieurs à l'apparition de la division longitudinale	59
2° Stade de l'apparition de la division longitudinale	60
3° Fin de l'anachromase	61
§ IV. La métaphase	61
§ V. L'anaphase	62
2. Espèces se rattachant au type du Pteris cretica	62
A. Catachromase	64
B. Interphase	65
C. Anachromase	66
D. Métaphase	67
E. Anaphase	68

CHAPITRE III.

Azolla caroliniana; Salvinia auriculata et S. natans	68
1. Azolla caroliniana	68
§ I. Le tassement polaire et la catachromase	68
§ II. L'interphase	69
§ III. L'anachromase	69
§ IV. La métaphase et l'anaphase	70
2. Salvinia auriculata et S. natans	71

CHAPITRE IV.

Blechnum occidentale et espèces se rattachant à ce type	72
1. Blechnum occidentale	72
§ I. Le tassement polaire et la catachromase	72
§ II. L'interphase	73
§ III. L'anachromase	73
§ IV. La métaphase et l'anaphase	74
2. Espèces se rattachant au type du Blechnum occidentale	74

DEUXIÈME PARTIE.

LES CARACTÈRES DE NOMBRE, DE DIMENSIONS ET DE GROUPEMENT DES CHROMOSOMES.

CHAPITRE I.

Le nombre des chromosomes	77
A. État de la question	77
B. Observations personnelles	85

CHAPITRE II.

Les dimensions des chromosomes	96
A. État de la question	96
1° Longueur des chromosomes	96
2° Épaisseur des chromosomes	97
B. Observations personnelles	98
1° Longueur des chromosomes	98
2° Épaisseur des chromosomes	100

CHAPITRE III.

Le groupement des chromosomes	101
A. État de la question	101
B. Observations personnelles	102

TROISIÈME PARTIE.

DISCUSSION.

CHAPITRE I.

Les phénomènes catachromasiques et anachromasiques	105
§ I. Se produit-il une destruction télophasique des chromosomes	105

§ II. Nature des phénomènes catachromasiques	109
I. Type des chromosomes « alvéolisés »	109
II. Type des chromosomes non alvéolisés	116
§ III. Mode de formation et rôle des anastomoses	118
§ IV. Le noyau interphasique et quiescent	120
§ V. Les phénomènes anachromasiques	124
1° Évolution avec bandes alvéolisées	125
2° Évolution sans bandes alvéolisées	129
3° Allongement et raccourcissement des chromosomes	129
4° Disparition des anastomoses	130
5° Chromosomes prophasiques et enchylème nucléaire	131
§ VI. Relations des phénomènes catachromasiques et anachromasiques avec le nucléole	131
1° Relation entre chromosomes et nucléoles à la catachromase	131
2° Relation entre chromosomes et nucléoles à l'anachromase	134

CHAPITRE II.

Les diverses modalités chromosomiques	135
--	-----

CHAPITRE III.

La division longitudinale des chromosomes	139
§ I. Période où apparaît la division longitudinale	139
§ II. Nature du processus de division longitudinale	144

CHAPITRE IV.

La métaphase et l'anaphase	146
§ I. Forme, dimensions et insertion des chromosomes métaphasiques.	146
§ II. Groupement des chromosomes	147
§ III. Séparation des chromosomes-filles	150
§ IV. Le tassement polaire	151

CHAPITRE V.

Constitution et structure de l'élément chromosomique	152
1. Chromatine et linine	152
2. Consistance de l'élément chromosomique. Est-il pourvu d'une membrane	156
3. Solutions de continuité de la substance des chromosomes	157

CHAPITRE VI.

La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées — L'autonomie et le nombre des chromosomes	160
§ I. La série des nombres chromosomiques chez les Filicinées	160
§ II. L'autonomie et le nombre des chromosomes	163
Conclusions	170
Bibliographie	181
Explication des figures	195

APPENDICE.

Depuis le dépôt de mon mémoire, ont paru quelques travaux, — dont certains importants, — qu'il m'a semblé nécessaire de mentionner; j'en discuterai aussi les conclusions. On peut les grouper sous les rubriques suivantes :

- I. *Évolution chromosomique*;
- II. *Dimensions et nombre des chromosomes*;
- III. *Structure de l'élément chromosomique*.

I. Évolution chromosomique.

En octobre 1920, SHARP a publié une intéressante étude sur les chromosomes somatiques du *Tradescantia virginica* (1). Il trouve chez cette espèce une évolution identique à celle qu'il avait signalée pour le *Vicia Faba* et dont, de mon côté, j'ai reconnu le bien-fondé en ce qui concerne plusieurs Filicinées : à la télophase, alvéolisation ne pouvant en aucune sorte s'interpréter comme une division longitudinale, et cela encore plus nettement dans le *Tradescantia*, puisque 2 ou 3 alvéoles occupent souvent la largeur des chromosomes; présence de bandes alvéolisées au début de la période prophasique, bandes qui sont les mêmes que celles de la période télophasique; transformation de ces bandes en un filament mince zigzagant, dans lequel apparaît la division longitudinale, ce dernier processus pouvant toutefois, semble-t-il à l'auteur, englober occasionnellement des espaces alvéolaires d'origine télophasique.

SHARP, bien que n'admettant pas chez le *Tradescantia* l'existence d'un spirème prophasique absolument continu, croit à la possibilité de l'aboutement de plusieurs chromosomes, car le nombre des extrémités chromosomiques apparentes lui semble beaucoup moindre que celui auquel on devrait s'attendre si tous les éléments étaient libres entre eux. A mon

(1) SHARP, L., W. : *Somatic chromosomes in Tradescantia*; American Journ. of Bot., VII, 341-354, Pls. 22 et 23 (1920).

avis, il n'est pas invraisemblable, malgré tout, que des chromosomes puissent se réunir par leurs extrémités, étant donnée leur nature assez visqueuse, mais ce ne serait là certainement qu'une disposition *tout à fait exceptionnelle*. L'argument invoqué par le savant cytologiste américain me paraît avoir une assez faible valeur, car dans un noyau de la période prophasique, — je le sais par expérience, — il est fort difficile, pour ne pas dire souvent matériellement impossible, de reconnaître *toutes* les extrémités chromosomiques, d'autant plus qu'un noyau entier n'occupe que très rarement une seule section. Absolument aucun indice, dans les nombreuses espèces que j'ai étudiées, tant de Ptéridophytes que de Phanérogames, n'a pu me laisser croire à l'aboutement de certains chromosomes. Ce qui pourrait peut-être le faire supposer, si on se contentait d'examiner un seul stade, c'est la présence, chez certaines espèces, d'éléments manifestement plus longs les uns que les autres. Cela ne prouve pas que ces chromosomes plus allongés viennent de se former par union de chromosomes plus petits, puisque nous retrouvons, à la métaphase, cette disposition des éléments chromosomiques, alors qu'ils sont devenus des chromosomes définitifs.

En décembre 1920 a paru un mémoire de BOLLES LEE (1), dans lequel, s'appuyant surtout sur des faits observés par lui chez les animaux (principalement les Amphibiens), mais qu'il étend aussi aux végétaux (*Paris quadrifolia*, en particulier), l'auteur renverse certaines données qui nous semblaient définitivement acquises. Son étude comprend deux parties, l'une traitant de la structure des chromosomes, l'autre du mécanisme de leur division. Laissant de côté pour l'instant le premier point, nous allons résumer les assertions du savant anglais, en ce qui concerne la division des chromosomes.

Au stade de couronne polaire, les chromosomes sont disposés en **V** (l'apparence d'une branche plus courte serait surtout due à une inégalité de contraction). Lorsque l'on passe au tassement polaire, la divergence entre les branches des **V** devient beaucoup plus prononcée, car ces branches se rapprochent et se juxtaposent intimement suivant leur longueur. A la télophase, les éléments chromosomiques se présentent donc avec une structure double et consistent en deux filaments rapprochés et plus ou moins entortillés. Il s'est produit une *division transversale* de chromosomes en leur milieu, au point de courbure.

(2) BOLLES LEE, A. : *The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division*; Quart. Journ. of microsp. Sc., LXV, Part I, 1-32, Pls. 1 et 2 (1920).

Il est évident pour moi, dit BOLLES LEE, que le repliement des branches peut être retardé et ne s'effectuer qu'à un moment de la formation du spirème ou même à une période avancée de son évolution. Dans ce cas, les branches passent à travers l'interphase à un état plus ou moins divariqué, ce qui donne aux figures un facies très différent de celles des noyaux dans lesquels le rapprochement « parasyndétique » des branches a lieu à la télophase. Dans les deux cas, le mécanisme de la division chromosomique est le même en principe : il n'y a pas division longitudinale, mais division transversale.

En résumé, *la division transversale des chromosomes, s'effectuant au point de repliement des deux branches dont ils sont constitués, se produit soit à la télophase, soit à la période prophasique.*

Ces faits, — s'ils sont exacts, — ne paraissent pas du tout s'appliquer aux chromosomes végétaux.

Nous ferons ressortir les points suivants :

1^o Il faut de prime abord éliminer le principe d'une division transversale télophasique pour tous les cas où les chromosomes, étant insérés terminalement à la métaphase, se présentent comme des éléments droits; tel est, par exemple, le cas du *Galtonia candicans*. Le tronçonnement pourrait alors se produire durant la prophase; nous envisagerons cette hypothèse dans un instant.

Chez beaucoup d'espèces, les chromosomes étant les uns à insertion médiane, les autres à insertion intermédiaire et se présentant dès lors comme des **V** à branches égales ou inégales (ce fait est une conséquence du mode d'insertion fusoriale et non d'une inégalité de raccourcissement des branches ou encore d'une illusion d'optique, la branche postérieure d'un chromosome en **V** pouvant paraître plus courte que l'antérieure), il faudrait admettre que le tronçonnement se produirait à la télophase pour les uns (**V** à branches égales), à la prophase pour les autres, en supposant toutefois que dans ce dernier cas la scission n'intéresserait pas le point primitivement replié, mais qu'il s'effectuerait un nouveau phénomène de courbure amenant le chromosome à se replier *exactement* en deux moitiés égales.

Tout ceci nous paraît a priori fort peu vraisemblable.

2^o Il est certain que les branches des chromosomes en **V** se rapprochent lors du tassement polaire, en même temps que tout le groupe chromosomique se concentre; sur ce point nous sommes parfaitement d'accord avec BOLLES LEE. Mais, lorsque le jeune noyau s'est reconstitué, on ne

constate pas que chaque branche vienne s'appliquer étroitement sur sa congénère et s'entortille même avec elle. Chez bon nombre de végétaux, je citerais en particulier l'*Hymenophyllum tunbridgense*, on peut, dans les noyaux en pleine période télophasique, reconnaître des chromosomes en **V** à branches écartées (cf. FIG. 6 de mon mémoire). Il faut donc penser encore que la division pourra ne s'effectuer qu'à la prophase.

3° L'examen des stades de prophase apporte au surplus des arguments très probants à l'encontre de la thèse de BOLLES LEE.

Selon le cytologiste anglais, ce que nous prenions pour division longitudinale ne représente que les deux branches d'un chromosome replié, branches intimement associées. Il admet en conséquence un duplicisme chromosomique depuis le début de la prophase jusqu'à l'interphase suivante; or, nous savons, et j'en ai apporté, je crois, des preuves qui me paraissent indiscutables en ce qui concerne les Filicinées et même les Phanérogames, que ce prétendu duplicisme n'est pas l'expression de la réalité; nous voyons se produire un *clivage longitudinal* réel dans des filaments succédant soit à des bandes alvéolisées, soit à des éléments non alvéolisés. Cet argument est décisif contre la thèse d'une division transversale. Du reste, dans certaines espèces, les *Allium* en particulier, où les chromosomes montrent une remarquable polarité, on peut observer à tous les stades de télophase et de prophase la présence d'anses chromosomiques à concavité externe et dont les branches sont écartées, disposition d'origine métaphasique.

N'ayant pas étudié d'objets appartenant à la série animale, je ne puis songer à rejeter *de plano* la thèse de BOLLES LEE en ce qui les concerne, mais il me paraît fort peu vraisemblable que l'évolution de leurs chromosomes puisse différer sur le point si essentiel du mode de la division. Certaines figures données par l'auteur (1) semblent même devoir plaider contre son interprétation; en effet, on y reconnaît des chromosomes en **V**, dont chaque branche présente des dualités, — plus exactement des figures d'alvéolisation, — de telle sorte que les soi-disant dualités de ces branches ne représenteraient pas celles des deux branches du **V** rapprochées.

J'ai publié une note préliminaire sur les processus de catachromase et d'anachromase chez le *Podophyllum peltatum* (2). J'attirerai ici l'attention sur deux points seulement :

(1) Fig. 47 : *Bombinator igneus* — « Telophase »; fig. 52 : *Triton palmatus* — « Late telophase »; fig. 53 : *B. igneus* — « Late telophase »; fig. 58 : *B. igneus* — « Early resting stage ».

(2) LITARDIÈRE (DE), R. : *Remarques au sujet de quelques processus chromosomiques dans les noyaux diploïdiques du Podophyllum peltatum* L.; C. R. Acad. Sc. Paris, CLXXII, 1066-1068, 25 avril 1921.

1° A savoir que cette espèce, contrairement aux assertions d'OVERTON (1909), montre bien des anastomoses entre les diverses bandes télophasiques dans des noyaux présentant tous les caractères d'une excellente fixation, de telle sorte que la production des anastomoses paraît réellement un phénomène général à cette période ;

2° que les anastomoses ne proviennent pas d'une façon *exclusive*, comme je l'avais cru jusqu'alors, à la suite des recherches de GRÉGOIRE et WYGAERTS, d'un étirement qui s'effectuerait lors de la séparation de deux chromosomes un moment en contact. Dans une figure appartenant à un stade antérieur au tassement polaire, j'ai pu remarquer des anastomoses très nettes entre chromosomes voisins ; elles représentent des ponts de substance chromosomique s'étant produits entre deux éléments éloignés l'un de l'autre, sans doute par un processus comparable à une émission pseudopodique, ainsi que l'avait indiqué BOVERI (1904). Le mode de formation des anastomoses après séparation de chromosomes en contact est, en vérité, très réel et sans doute le plus fréquent, mais le fait que j'ai observé dans le *Podophyllum* m'a convaincu qu'il existait d'autres processus de formation et je partage à ce sujet l'opinion de STRASBURGER (1905), DEHORNE (1911), CLEMENS MÜLLER (1912), SHARP (1914^A). La preuve que j'en apporte n'avait cependant pas encore été donnée jusqu'ici. Il ne faut pas oublier que les chromosomes sont des éléments vivants, formés d'une substance plus ou moins visqueuse, et il est fort compréhensible qu'il puisse s'établir entre eux des connexions autrement que par un processus purement mécanique.

II. Dimensions et nombre des chromosomes.

Dans l'important travail d'EMILE MARCHAL (1), les données suivantes constituent des addenda à diverses indications bibliographiques que j'ai relatées au cours de mon mémoire.

1° *Épaisseur des chromosomes* (Cf. II^e partie, chap. II).

MARCHAL confirme que des espèces voisines peuvent présenter des chromosomes d'épaisseur très différente et que ce caractère varie dans un individu même au cours du développement ontogénique.

(1) MARCHAL, E. : *Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale*; Mémoires Acad. Roy. de Belgique (cl. des Sciences), 2^e série, IV, 108 pp., Pls. 1-4 (1920; le mémoire a été rédigé en 1914).

2° *Nombre des chromosomes* (Cf. II^e partie, chap. I; III^e partie, chap. VI).

1. Le mémoire de MARCHAL ne contient aucun renseignement original sur les Filicinées, ses recherches n'ayant porté que sur des Phanérogames; il renferme une liste des nombres chromosomiques connus pour toute la série végétale, liste établie en 1914. En ce qui concerne les Filicinées, nous constatons quelques omissions, ainsi les chiffres donnés pour l'*Osmunda regalis* sont uniquement ceux qui figurent dans l'étude de STRASBURGER de 1894, chiffres reconnus faux, nous le savons.

Deux nouveaux exemples (1) de plantes à 13 chromosomes haploïdiques y sont signalés : ce sont les *Campanula primulaefolia* et *Phyteuma chamælioides*.

2. Parmi les causes pouvant déterminer une augmentation du nombre des chromosomes, le savant professeur de Gembloux est d'avis qu'une des plus fréquentes doit être la scission transversale dont ils peuvent être le siège; ce fractionnement aurait évidemment pour conséquence une diminution de longueur de l'ensemble des éléments s'ils participent tous à ce phénomène et il en résulterait une différence de taille entre eux si le processus n'est que partiel.

Cette hypothèse est séduisante en vérité pour beaucoup de cas. Il est fort possible qu'elle soit applicable aux Filicinées, plantes chez lesquelles j'ai montré que les chromosomes, au moins dans certains groupes, présentaient une tendance manifeste à la segmentation transversale. Une étude de HANCE (1918) (2) sur l'*Oenothera scintillans*, l'un des mutants à 15 chromosomes dérivés de l'*Œ. Lamarckiana*, vient à l'appui de cette hypothèse. L'auteur a constaté une variation du nombre des chromosomes dans les cellules somatiques (de 15 à 21), variation due à une fragmentation des éléments.

3. MARCHAL est partisan de la constance du nombre des chromosomes (tout au moins dans les formes en état d'équilibre héréditaire parfait). « Le nombre des chromosomes, dit-il, apparaît non seulement comme le caractère cytologique le plus tangible, mais encore le plus constant ». Il est d'avis que le biologiste doit accorder une grande valeur aux particularités des chromosomes (dimensions, nombre) dans la recherche de l'affinité des for-

(1) Cf. p. 342 de mon mémoire (à propos du *Pilularia globulifera*).

(2) HANCE, R., T. : *Variations in the number of somatic chromosomes in Oenothera scintillans* DE VRIES; Genetics, III, 225-275, 7 pls., 5 figs. (1918).

mes. Il serait téméraire d'affirmer, ajoute-t-il, que s'il y a désaccord entre le critérium morphologique, « c'est nécessairement la conception du systématicien qui est toujours la plus rapprochée de la vérité, c'est-à-dire qui traduit le mieux les affinités réelles existant entre les formes vivantes » et il poursuit : « Je pense, au contraire, que les caractères morphologiques, ces effets en somme secondaires et parfois modifiables de l'action des facteurs primordiaux de l'hérédité, expriment souvent assez mal la parenté vraie ».

Dans cet ordre d'idées, j'ai entrepris des recherches, — qui seront évidemment de longue haleine, — sur les *Festuca*, pour essayer de déterminer les affinités de certaines formes de ce genre si polymorphe, formes que l'on hésite souvent à rattacher à tel ou tel groupe en s'en tenant uniquement aux caractères externes ou même histotaxiques.

A la liste des nombres chromosomiques des Filicinées, je n'ai à ajouter qu'une seule indication nouvelle, celle concernant le *Botrychium obliquum* (CHAMBERLAIN, 1920) (1) : nombre diploïdique « bien au-dessus de 100 ».

III. Structure des chromosomes.

J'ai mentionné plus haut que le mémoire de BOLLES LEE de décembre 1920 renfermait un chapitre sur la structure des chromosomes, structure décrite par l'auteur comme totalement différente de celle que les cytologistes envisageaient jusqu'alors.

D'après le savant anglais, les chromosomes offriraient la structure suivante, bien visible à l'anaphase (2) :

Un *axe chromatique* (basophile), solide chez les animaux, creusé d'alvéoles chez les végétaux, entouré d'une *gaine d'enveloppe achromatique* (acidophile). A la surface de l'axe se trouve une spirale formée d'une substance un peu plus dense et plus résistante à la décoloration, mais faisant corps avec l'axe lui-même. Cette spirale ou *spirale périaxiale* est réunie à la gaine par des ligaments (*processus latéraux*) qui ne sont que des prolon-

(1) CHAMBERLAIN, J. : *Grouping and mutation in Botrychium*; Bot. Gaz., LXX, 387-398, 7 figs. (1920).

(2) Pour déceler les détails de structure chromosomique, BOLLES LEE emploie une méthode très rapide de coloration à l'hématoxyline ferrique et qui a l'avantage de ne pas empâter les figures. Il mordance 2 minutes 1/2 dans l'alun à 4 %, puis fait agir l'hématoxyline à 0,5 % jusqu'à ce que les coupes apparaissent d'un gris foncé (pas plus de 4 minutes dans une vieille solution); la différenciation se fait en 1 ou 2 minutes. Le fixateur de choix, selon lui, est le liquide de BOUIN.

gements de la substance de la spirale et forment ainsi une sorte de nageoire lamellaire spiralée tout le long de la spirale périaxiale. La gaine est une membrane tubulaire continue, extrêmement mince (son épaisseur serait d'environ $1/20$ de micron), de calibre irrégulier; entre la membrane et l'axe chromosomique se trouve une substance claire, entièrement achromatique, liquide ou gélatineuse.

La description de BOLLES LEE a été surtout faite d'après son matériel d'Urodèles, mais il a retrouvé chez le *Paris quadrifolia* une gaine et des processus latéraux autour de l'axe chromosomique alvéolisé (fig. 1 de son mémoire); il n'a pas observé cependant avec certitude la spirale périaxiale. » *I think, dit-il, it quite likely that there may be also a very fine periaxial spiral in correspondance with the lateral process, round the axis of the chromosomes; and that if this spiral cannot be made out with certainty (I think I sometimes catch glimpses of it), it is because the image of it is obscured by that of the walls of alveoles. But this, if it exists, is certainly not the spirally coiled thread described by BONNEVIE* «.

Au début de la télophase, prétend BOLLES LEE, les axes avec spirales périaxiales sont très nets et on peut reconnaître encore la gaine, mais plus tard, par suite de l'allongement des axes, les aspects deviennent moins évidents. La gaine semble disparaître au cours des processus télophasiques et l'on n'en retrouve plus trace dans les noyaux quiescents, il en est de même pour la spirale périaxiale.

Le spirème prophasique paraît constitué de filaments tortueux et variés, souvent manifestement doubles, unis par des trabécules interchromosomiques, mais on ne voit aucune gaine ni processus latéraux. A des stades plus avancés, on peut souvent apercevoir avec certitude, mais cependant avec une extrême difficulté, une gaine et des processus latéraux. Un peu plus tard les gaines sont bien visibles, la plupart étant en contact avec leurs voisines et les processus latéraux prennent une très grande extension; à ce moment les spirales sont en voie de formation.

Lorsque les chromosomes se contractent, ils deviennent plus largement espacés, gaines et processus sont alors aussi bien caractérisés qu'à l'anaphase; ce n'est qu'à ce dernier stade que les spirales périaxiales atteignent leur complet développement.

Selon l'auteur, je le rappelle, il existerait deux types de chromosomes : l'un qui n'a jusqu'à présent été trouvé que chez les végétaux, avec axe se montrant alvéolisé de la prophase jusqu'à la télophase; l'autre, jusqu'à pré-

sent spécial aux animaux, où il n'y a jamais d'alvéolisation de l'axe. La gaine paraît commune aux deux types, il en est peut-être de même pour la spirale périaxiale.

Je me suis attaché, en utilisant les procédés de technique mentionnés par BOLLES LEE, à rechercher minutieusement dans les objets que j'avais étudiés les particularités signalées par lui, mais je dois dire dès maintenant que je suis arrivé à des résultats négatifs ou bien ne paraissant pas pouvoir être interprétés comme le fait l'auteur. Nous allons envisager successivement la question de l'*axe chromosomique*, de la *spirale périaxiale*, de la *gaine* et des *processus latéraux*.

1° *Axe chromosomique.*

A. S'il est évident que chez beaucoup de végétaux, les chromosomes sont alvéolisés à plusieurs stades de leur évolution, certaines espèces, par contre, ne montrent aucune alvéolisation. De nouvelles recherches sur le *Pteris cretica* ne m'ont en aucune façon permis de modifier ma façon de voir antérieure. Mais l'auteur pourra peut-être répondre que ces chromosomes sont d'un calibre beaucoup trop faible pour que l'on puisse y discerner l'alvéolisation qui y existe. Nous dépasserions ainsi le terrain des observations purement scientifiques et toutes les assertions sont alors possibles.

B. J'ai employé tout à l'heure l'expression à *plusieurs stades*, car, contrairement aux dires de BOLLES LEE, il ne m'apparaît pas que, dans les cas où l'alvéolisation est réelle, cette alvéolisation se montre de la prophase à la télophase, comme il le prétend. Il me semble inutile de revenir ici sur cette question que j'ai exposée déjà à maintes reprises au cours de mon mémoire.

La méthode de coloration inaugurée par BOLLES LEE présente, dans certains cas, quelques avantages, car elle permet de déceler des détails de structure qui, par les procédés habituels, sont voilés par une surcoloration. En effet, j'ai pu remarquer que l'alvéolisation des chromosomes dans l'*Hymenophyllum tunbridgense* débute plus tôt que je ne l'avais vu antérieurement : dans les figures de couronne polaire, on observe *toujours* que les chromosomes ne sont pas de structure homogène, mais présentent des tractus plus épais limitant des espaces plus clairs, FIG. 267; j'ai fait des constatations analogues chez l'*Osmunda regalis*.

Nous discuterons dans un instant quelle valeur il faut attribuer à la partie chromosomique chromatophile, à savoir si c'est là le chromosome dans son entier ou seulement un axe, comme le prétend BOLLES LEE.

2° Spirale périaxiale.

Malgré le soin que j'y ai apporté, je n'ai pu arriver à identifier la spirale périaxiale de BOLLES LEE. Les figures d'anaphase donnent effectivement l'impression d'une structure chromosomique spiralée (cf. FIG. 267, relative à l'*Hymenophyllum tunbridgense*, et FIG. 268, relative au *Podophyllum peltatum*), mais ces aspects correspondent uniquement à ceux du début de l'alvéolisation : les alvéoles occupent une seule rangée axiale et les travées qui les séparent sont souvent obliques, ce qui donne l'illusion d'un aspect spiralé.

3° Gaine et processus latéraux.

Je n'avais jusqu'ici attaché aucune importance à une sorte d'auréole claire que l'on constate autour des chromosomes, principalement à la métaphase et à l'anaphase, FIG. 269, 270, 271, 272, 267, 268. C'est cette zone claire qui correspond à l'espace situé entre la « gaine » et l'« axe » chromosomiques de BOLLES LEE. Rappelons que cet espace serait traversé par de très fins tractus de substance chromatique reliant la spirale périaxiale à la gaine.

A mon avis, les « structures » visibles à certains stades et situées *en dehors* de ce que les cytologistes ont considéré jusqu'à présent comme chromosome (mais qui n'en serait qu'une partie, selon BOLLES LEE, l'axe chromosomique) n'appartiennent nullement à l'entité chromosomique, mais au cytoplasme ou à la zone fusoriale. J'appuierai mes conclusions sur les données suivantes.

A. L'espace périchromosomique, tel qu'on le voit par exemple à la métaphase, n'est pas limité par une membrane; si, en certains points, il est régulier, dans d'autres il se confond insensiblement avec le cytoplasme.

B. J'ai pu constater qu'il n'y a pas toujours un espace propre à chaque chromosome, mais qu'assez souvent plusieurs chromosomes voisins peuvent être entourés d'une zone claire, FIG. 267. BOLLES LEE a du reste représenté des aspects semblables, en particulier dans la fig. 3 de son mémoire, relative au *Triton alpestris*. On comprend assez difficilement que la « gaine chromosomique », si elle a une telle valeur, puisse manquer entre deux chromosomes très proches; elle devrait être, au contraire, plus apparente, puisqu'il y aurait là deux gaines adhérentes.

C. La zone claire existant autour des chromosomes n'est pas du tout

spéciale à ces éléments; on en remarque aussi avec une grande netteté à la périphérie des formations mitochondriales, FIG. 273, ou d'inclusions cytoplasmiques, des gouttelettes d'huile, par exemple, FIG. 274. Dans ces deux derniers cas, les aspects sont *absolument identiques* à ce qui existe autour des chromosomes; si l'on peut à la rigueur soutenir que les mitochondries sont pourvues d'une gaine, la chose n'est pas plausible en ce qui concerne les inclusions cytoplasmiques inorganiques.

Je ne sais quelle peut être la signification de ces zones claires; s'agit-il d'un phénomène purement physique, de tension superficielle, par exemple, ou bien encore d'un effet de la fixation pouvant occasionner soit une rétraction du cytoplasme ou de la substance de la zone fusoriale autour des corps figurés, soit une rétraction de ces corps eux-mêmes. Dans ce dernier cas, on pourrait admettre que, sur le vivant, les chromosomes occupent complètement tout l'espace qui nous paraît incolore après fixation; cette hypothèse me semble toutefois assez peu vraisemblable.

Un seul fait militerait peut-être en faveur de la thèse de BOLLES LEE : c'est la présence des nombreux « processus latéraux » *chromatiques* que l'auteur décrit et figure comme reliant l'axe chromosomique à la gaine. Je n'en ai pas rencontré dans mon matériel; j'ai vu seulement et *tout à fait exceptionnellement* (cf. FIG. 268) de petits tractus traversant la zone claire péri-chromosomique et qui m'ont paru des tractus cytoplasmiques. De nouvelles recherches sur ce point sont donc encore nécessaires. En tous cas, s'il se trouve réellement dans certains objets des tractus chromatiques péri-chromosomiques, leur existence pourrait sans doute s'expliquer par le simple fait d'un artifice de fixation; ils seraient de la sorte comparables aux filaments que l'on a décrits comme reliant les nucléoles entourés d'un espace clair au reste du « réseau » nucléaire.

En résumé, à mon avis, la notion structurale du chromosome, telle que les cytologistes l'envisageaient, doit être maintenue, tout au moins en ce qui concerne les végétaux. (1)

LILLE, juin 1921.

(1) Dans du matériel de *Triton alpestris* (testicule), fixé au liquide de BOVIN, que M^r le Prof. DEHORNE a bien voulu mettre à ma disposition, ce dont je le remercie vivement, j'ai pu observer de nombreuses figures de métaphase et d'anaphase. Leur étude n'a fait que me confirmer ce que j'avais constaté chez les végétaux : espace clair péri-chromosomique n'ayant nullement la valeur que lui attribue BOLLES LEE, absence de « processus latéraux » chromatiques, non existence de spirale périaxiale (comme je l'ai dit plus haut, les aspects que l'on pourrait prendre pour ceux d'une spirale étant dus sans doute à l'existence d'une alvéolisation, peu marquée toutefois dans les chromosomes anaphasiques de *Triton*). — (Note ajoutée pendant l'impression).

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE IX.

FIG. 267. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Chromosomes anaphasiques montrant l'alvéolisation précoce (aspect spiralé); à remarquer les espaces clairs périchromosomiques. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2. Oc. 18 (Pages 471, 472.)

FIG. 268. *Podophyllum peltatum*. — Chromosome anaphasique montrant l'alvéolisation précoce (aspect spiralé); à remarquer l'espace clair périchromosomique, traversé vers l'extrémité distale par deux fins tractus cytoplasmiques. BOUIN; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 472.)

FIG. 269. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Chromosome métaphasique entouré d'un espace clair. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 472.)

FIG. 270, 271, 272. *Osmunda regalis* var. *obtusiuscula*. — Chromosomes métaphasiques entourés d'un espace clair. BOUIN; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 472.)

FIG. 273. *Pteris cretica*. — Mitochondries (entourées d'un espace clair) dans une cellule du périlème de la racine. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 473.)

FIG. 274. *Hymenophyllum tunbridgense*. — Gouttelettes d'huile (entourées d'un espace clair) dans une cellule du rhizome. BENDA; méthode de coloration de BOLLES LEE. Obj. 2, Oc. 18. (Page 473.)

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

1^{re} QUESTION. — Les mitochondries au point de vue morphologique et fonctionnel.

2^e QUESTION. — Les principaux types des côtes maritimes.

Vu et approuvé :

Paris, le 18 juin 1920.

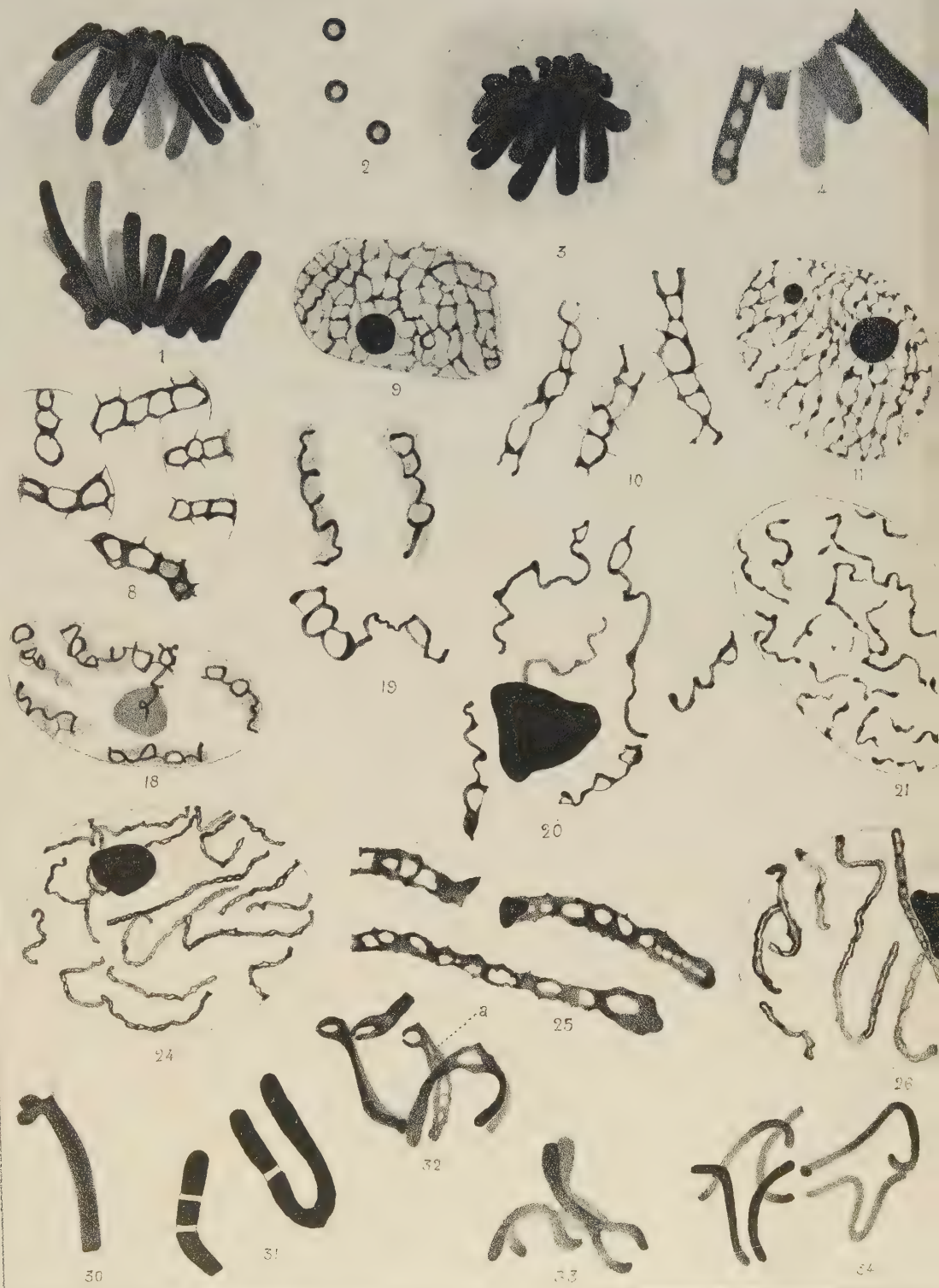
LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

F. HOUSSAY.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

P. APPELL.



R. de Liardière ad nat. det.

2000 1000 1000

Hymenophyllum

Planche I.

an tunbridgense.

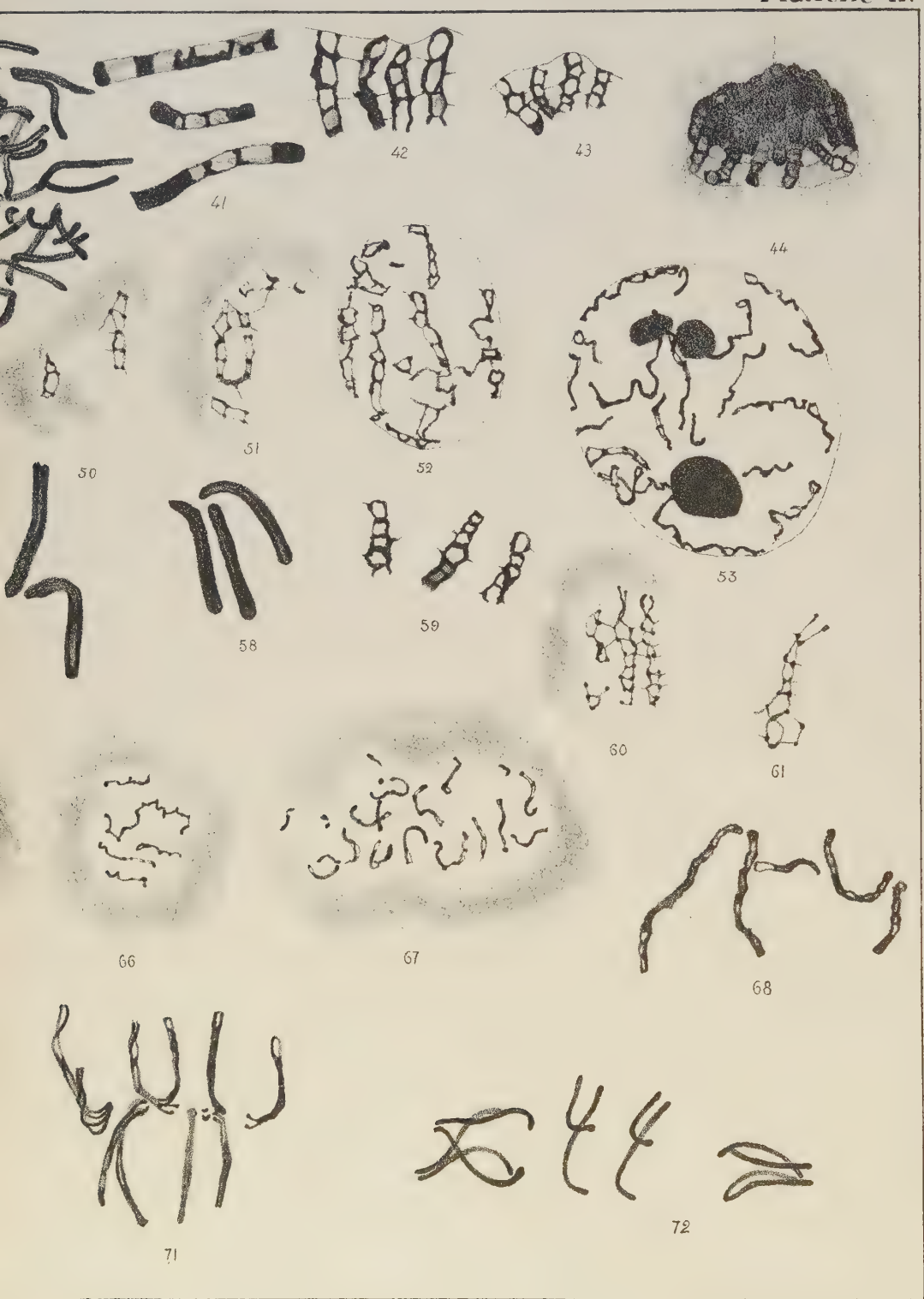


R. de Litardière ad not. del.

Lith.

Hymenophyllum demissum (37-40)
Erichomanes reniforme (44), *Colenso*
Osmunda cinnamomea (55)

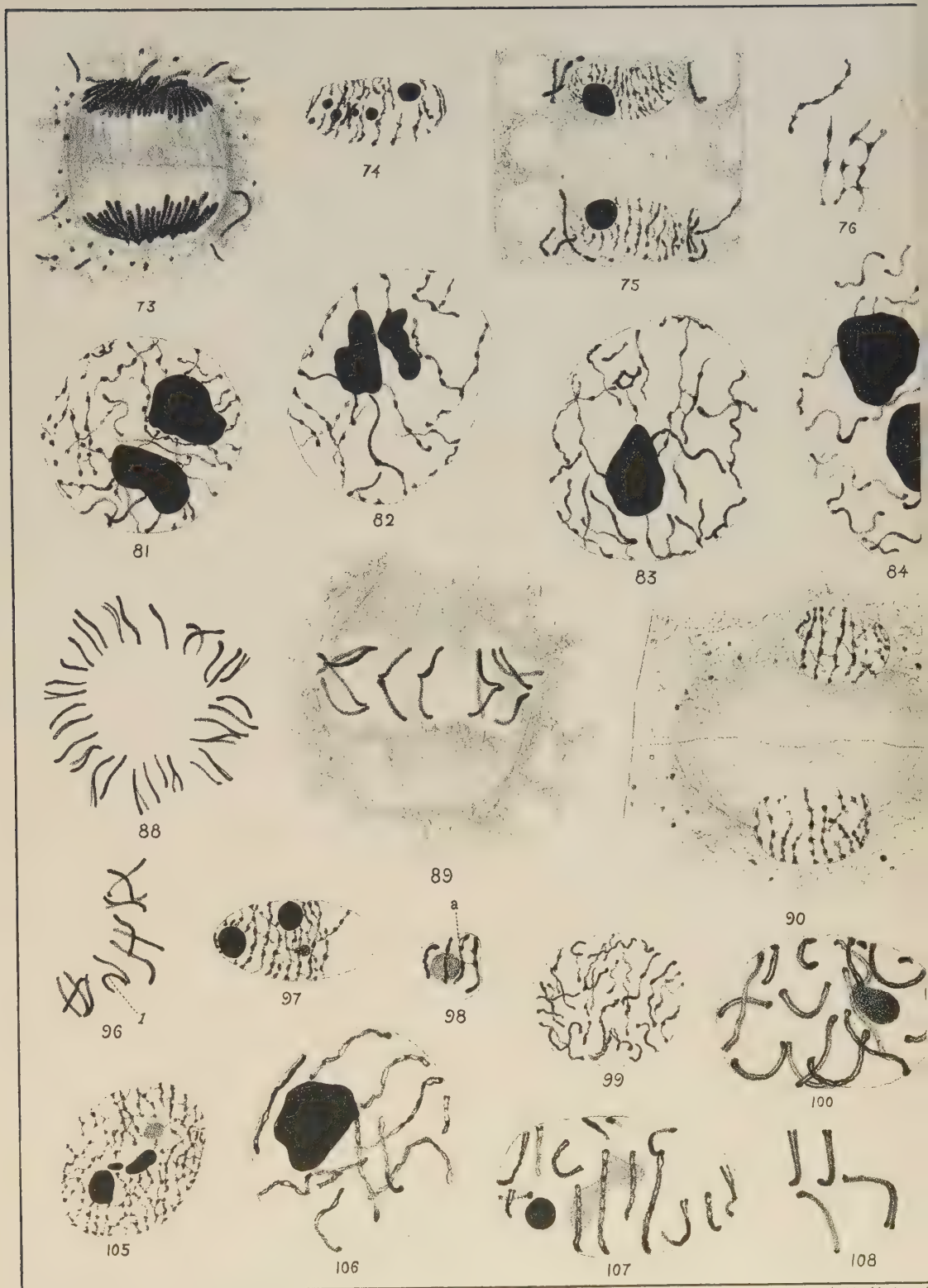
Planche II.



Jacob St Gilles-Brux.

F. Blesemans Sculp.

41), asplenoides (42), fucoides (43);
 (45); *Leptopteris superba* (46-58);
 -69), *regalis* (70-72).



R. de Litardière ad nat. del.

Lith. H. Jacob

Pteris cretica (73-89), *Asplenium*
Dryopteris mollis (92-96), *Adiantum articulatum*
Doodia aspera (101-102), *Adiantum*
Polypodium aureum (103-106)

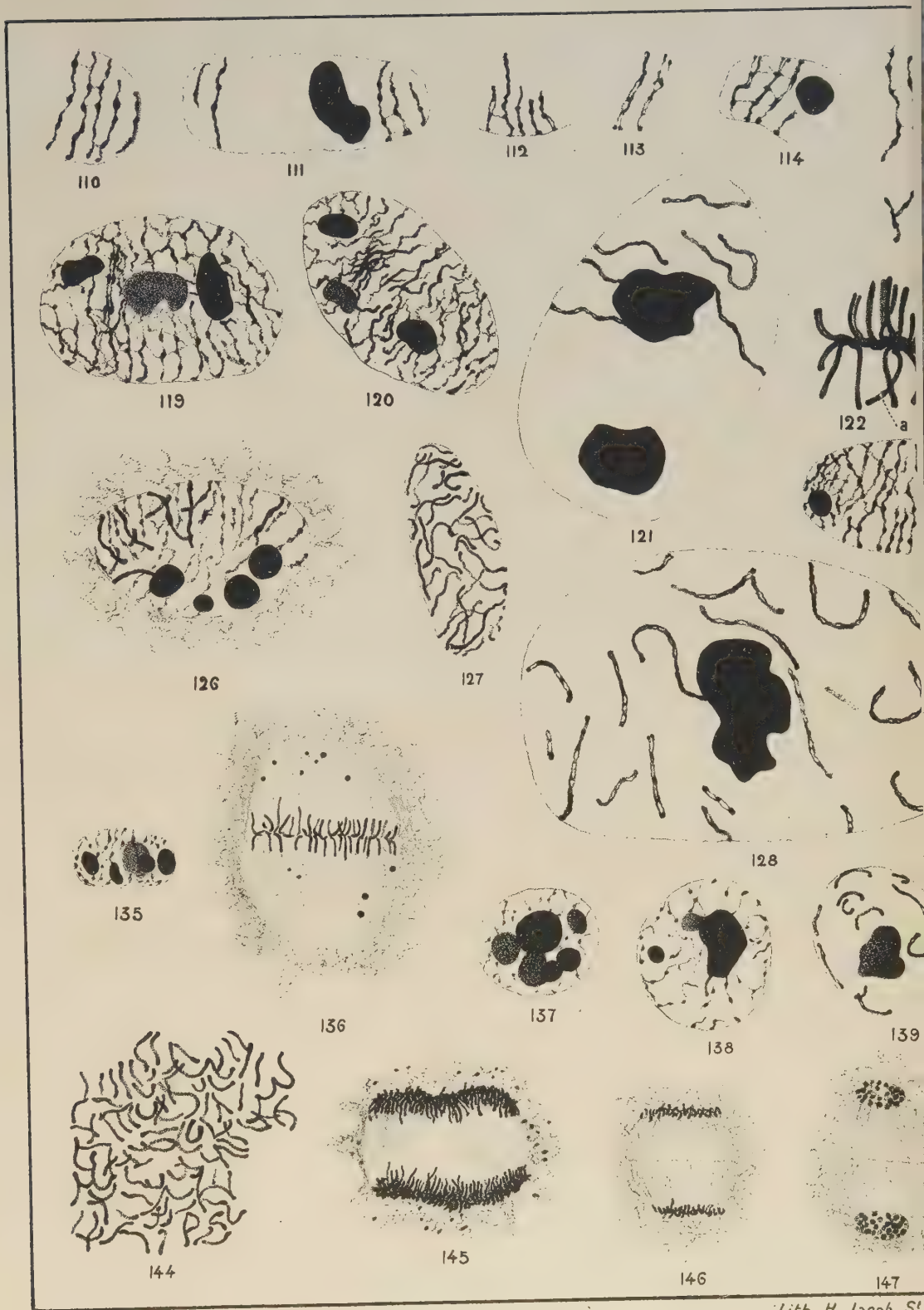
Planche III.



S^t Gilles - Brux.

F. Biesemans Sculp.

rhalerata (90), *Marshalliana* (91),
ata (97), *Phyllitis Scolopendrium* (98-100),
antum capillus - Veneris (103),
 104-108), *vulgare* (109).

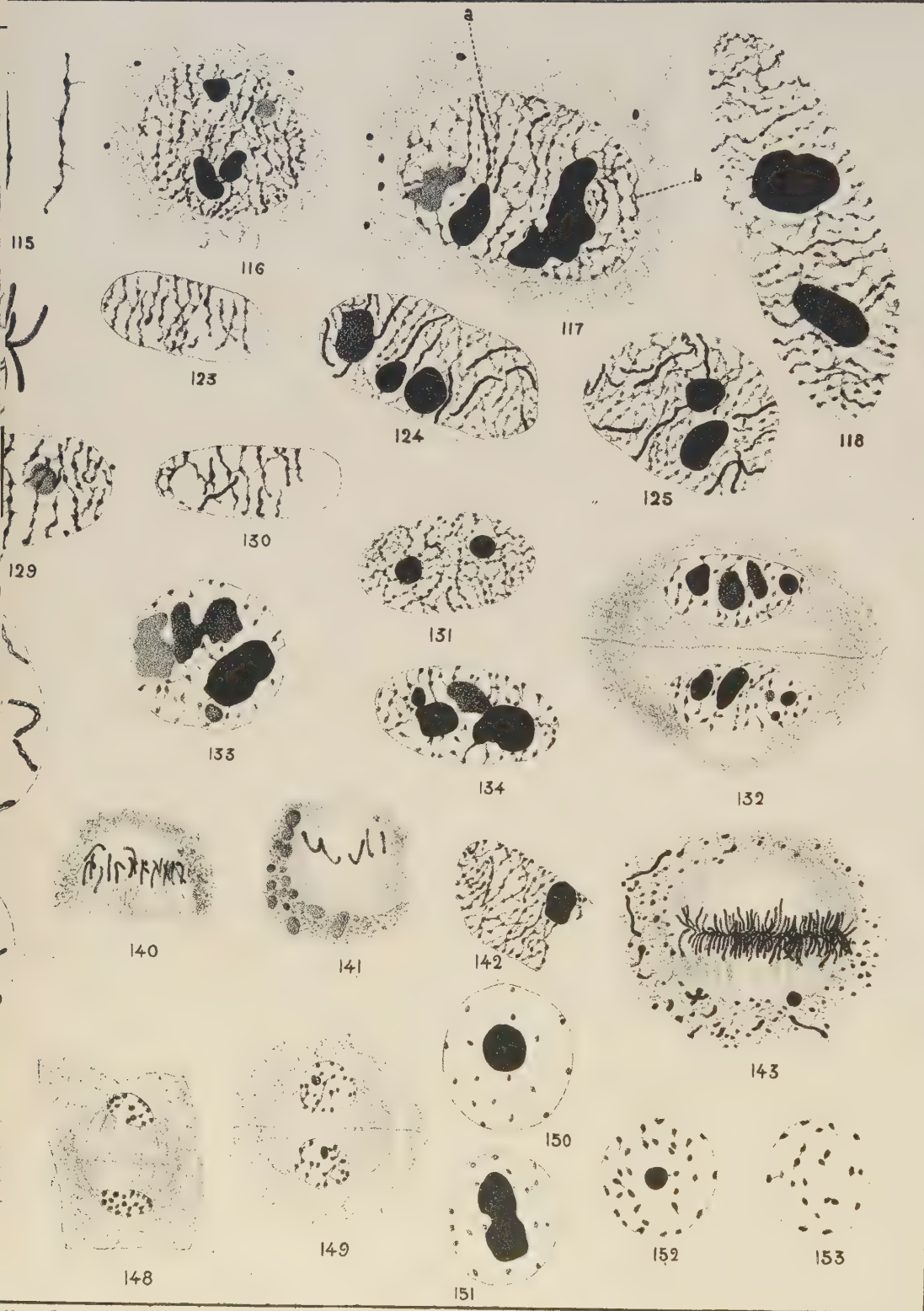


R. de Litardière ad nat. del.

Lith. H. Jacob S^r

Polypodium vulgare (suite, 110-114)
Ceratopteris thalictroides (120-122)
Marsilea quadrifolia (126-128), *Trimm*
Ophioglossum vulgatum (142-147)

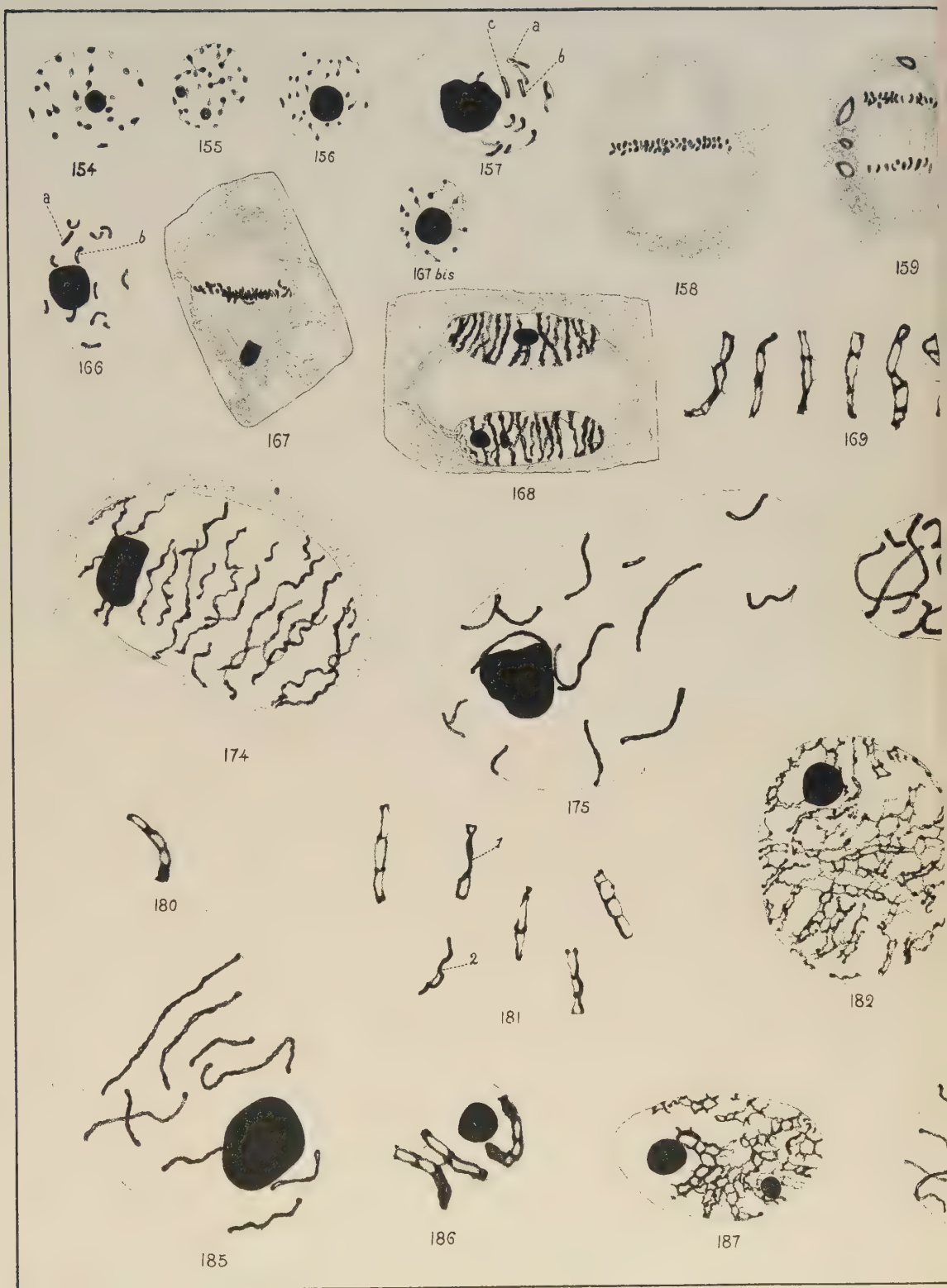
Planche IV.



Wies - Brux.

F. Biesemans Sculp.

115-123), x. *Schneideri* (124-128),
Gleichenia flabellata (130, 131),
cardii (135, 136), *Pilularia globulifera* (137-141),
 x. *Azolla caroliniana* (146-153).

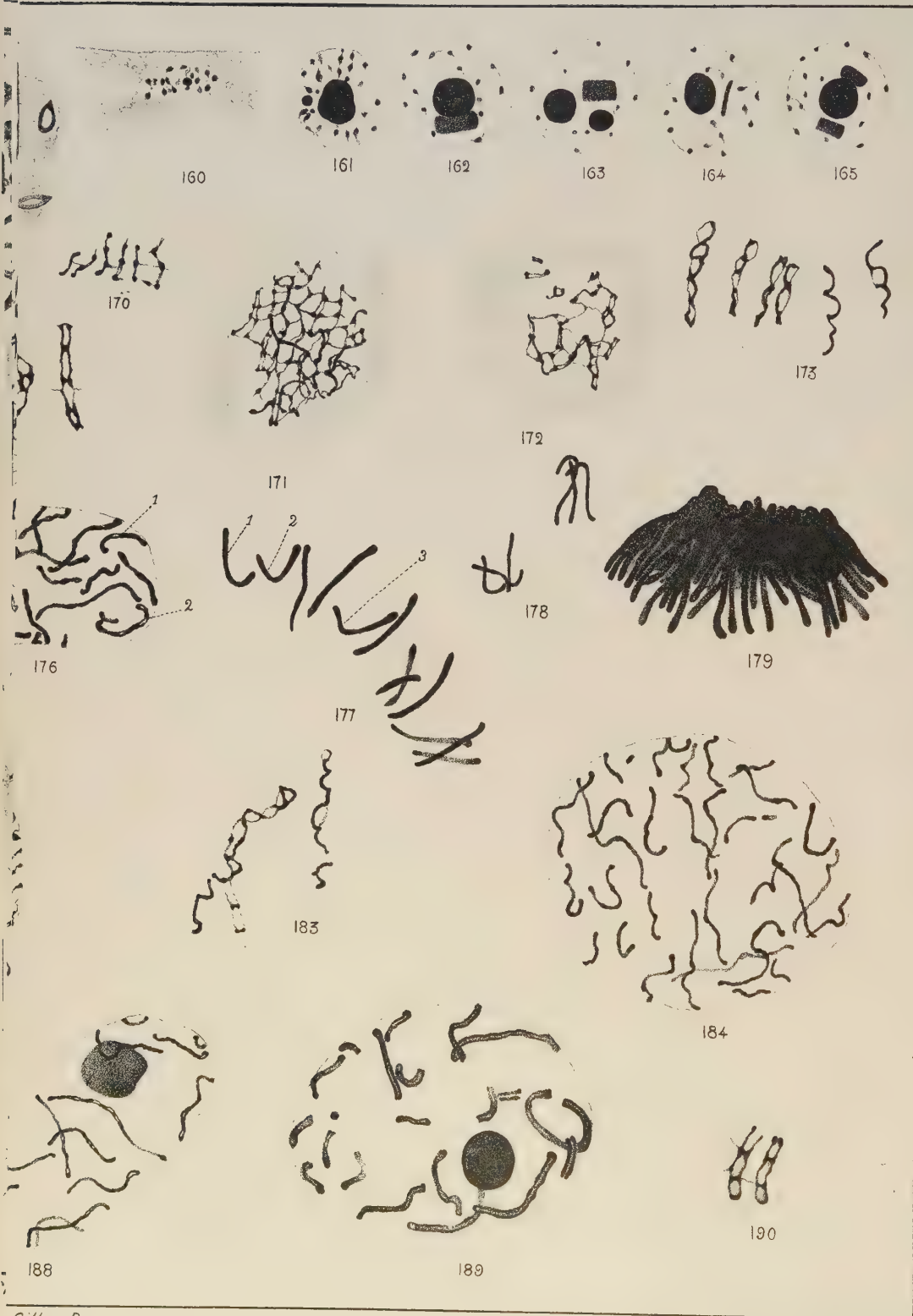


R. de Litardière ad nat. del.

Lith. H. Jacob S.

Azolla caroliniana (suite, 154-159), *Salvinia*
Blechnum occidentale (168-178),
Marattia fraxinea (186-189).

Planche V.



Gilles-Brux.

F. Biesemans Sculp.

auriculata (160-167), *natans* (167bis),
trichomanes radicans (179-185),
argiopteris d'Urvilleana (190).



R. de Lillardière ad net. del.

Lith. H. Jacob S'ouffles-L

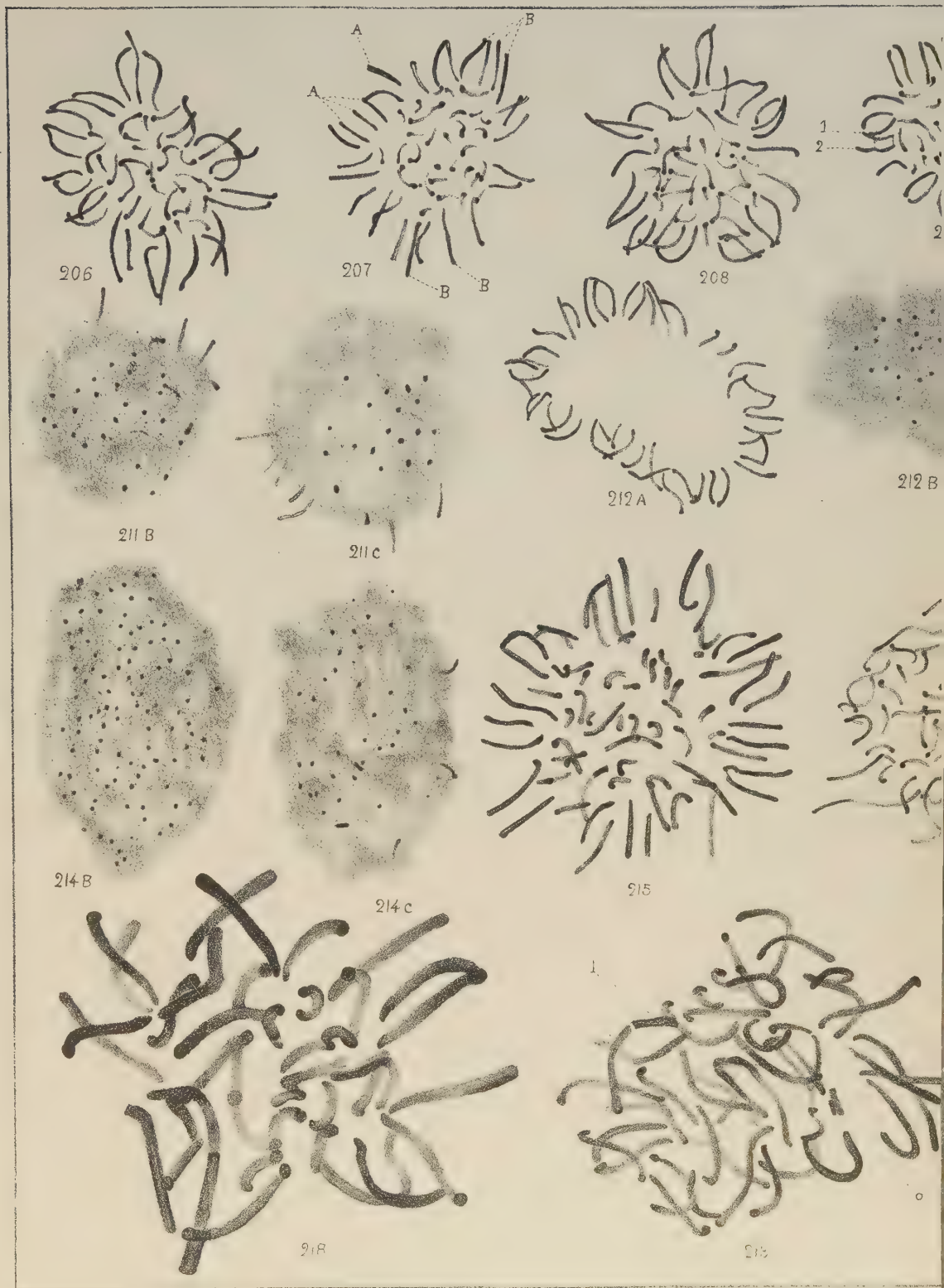
Chromosomes métaphasiques vus du
Cyathéacées (193), Poly

Planche VI.



F. Biesemans Sculp.

note: Hyménophyllacées (191, 192),
Podiacées (194-213).

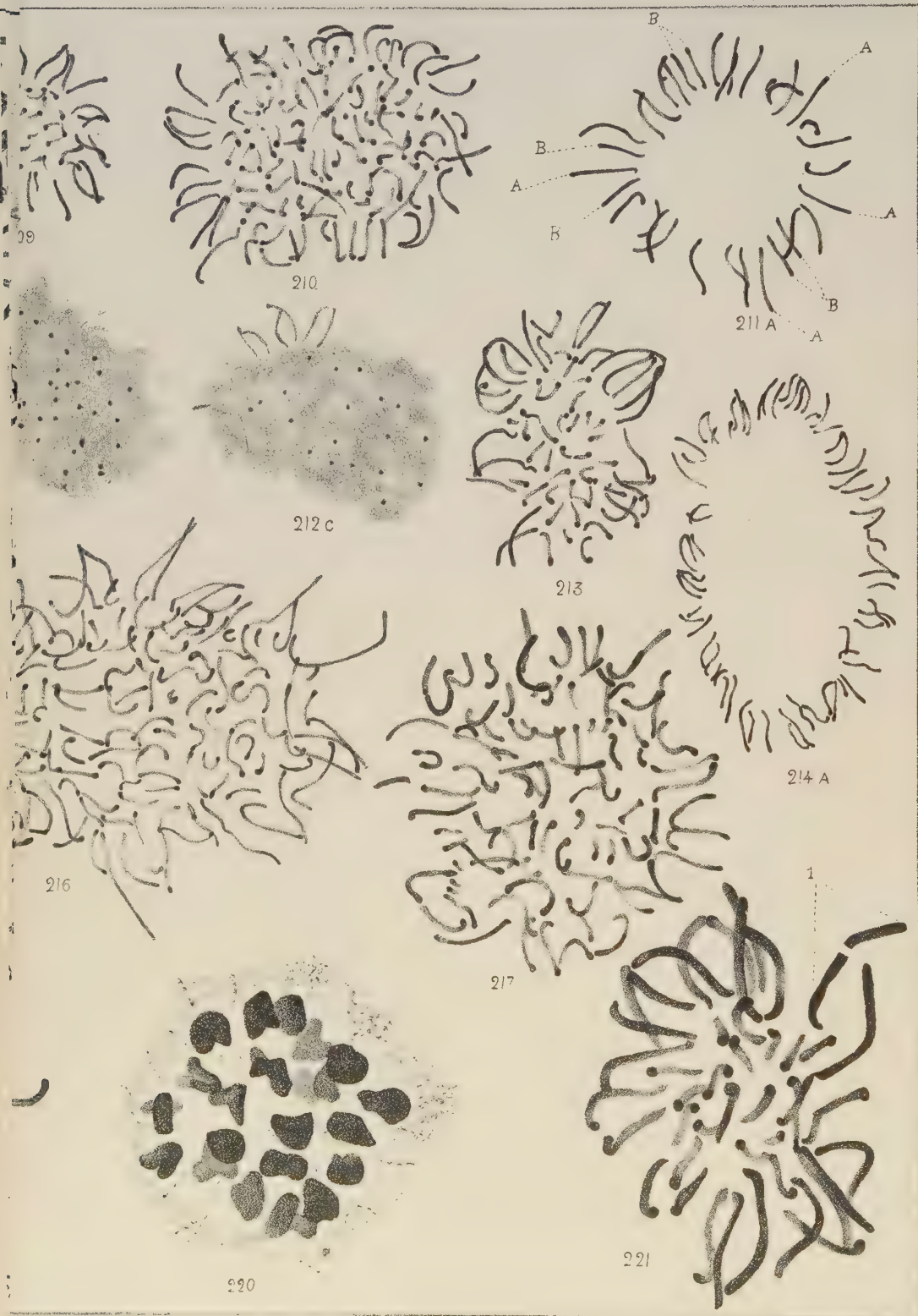


P. de Litardière ad nat. del.

Lith. H. Jaco

Chromosomes métaphasiques vus du po
 Parkériacées (216); Schizéacées (2

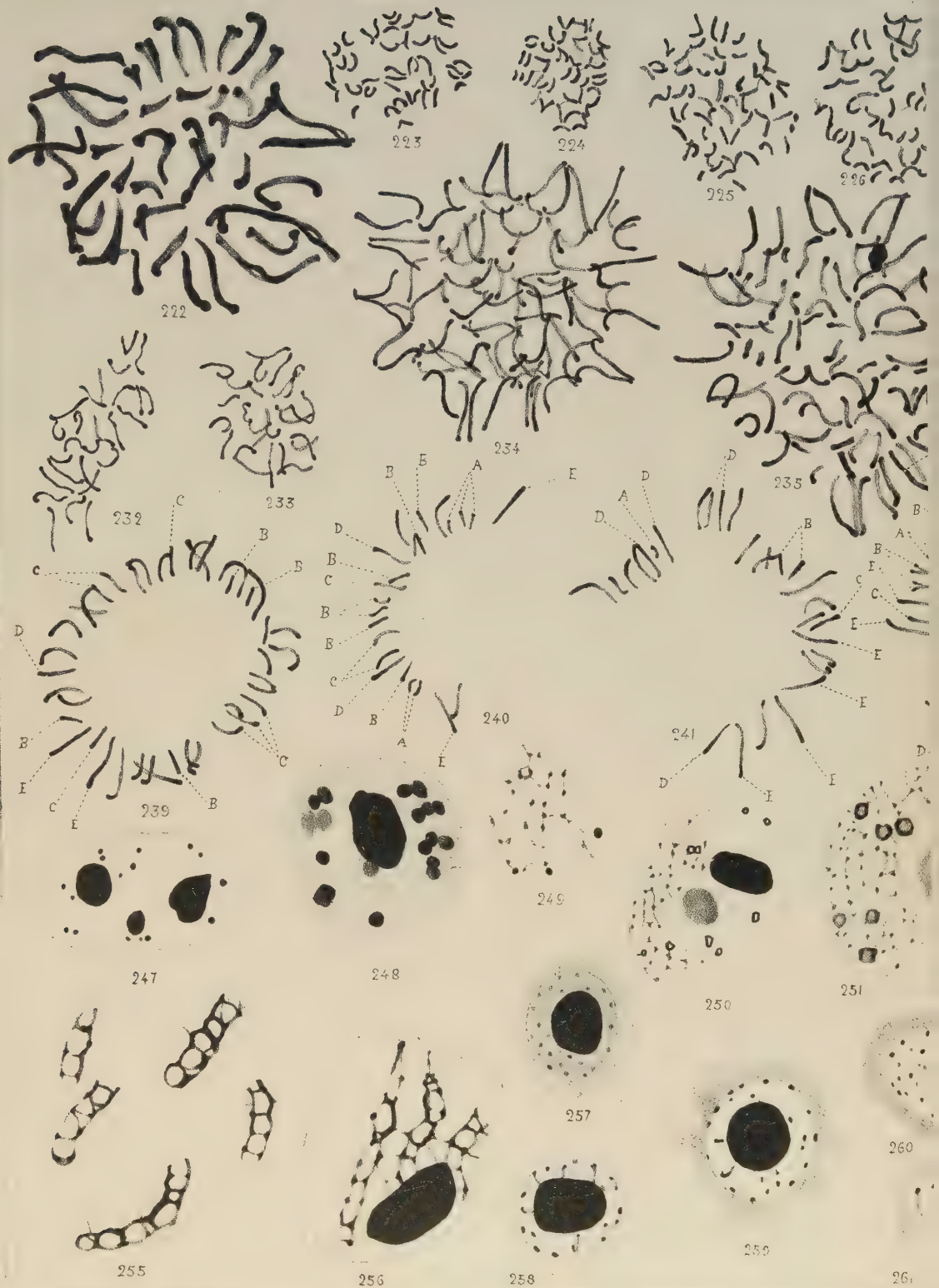
Planche VII.



St Gilles-Brux.

F. Biesemans Sculp.

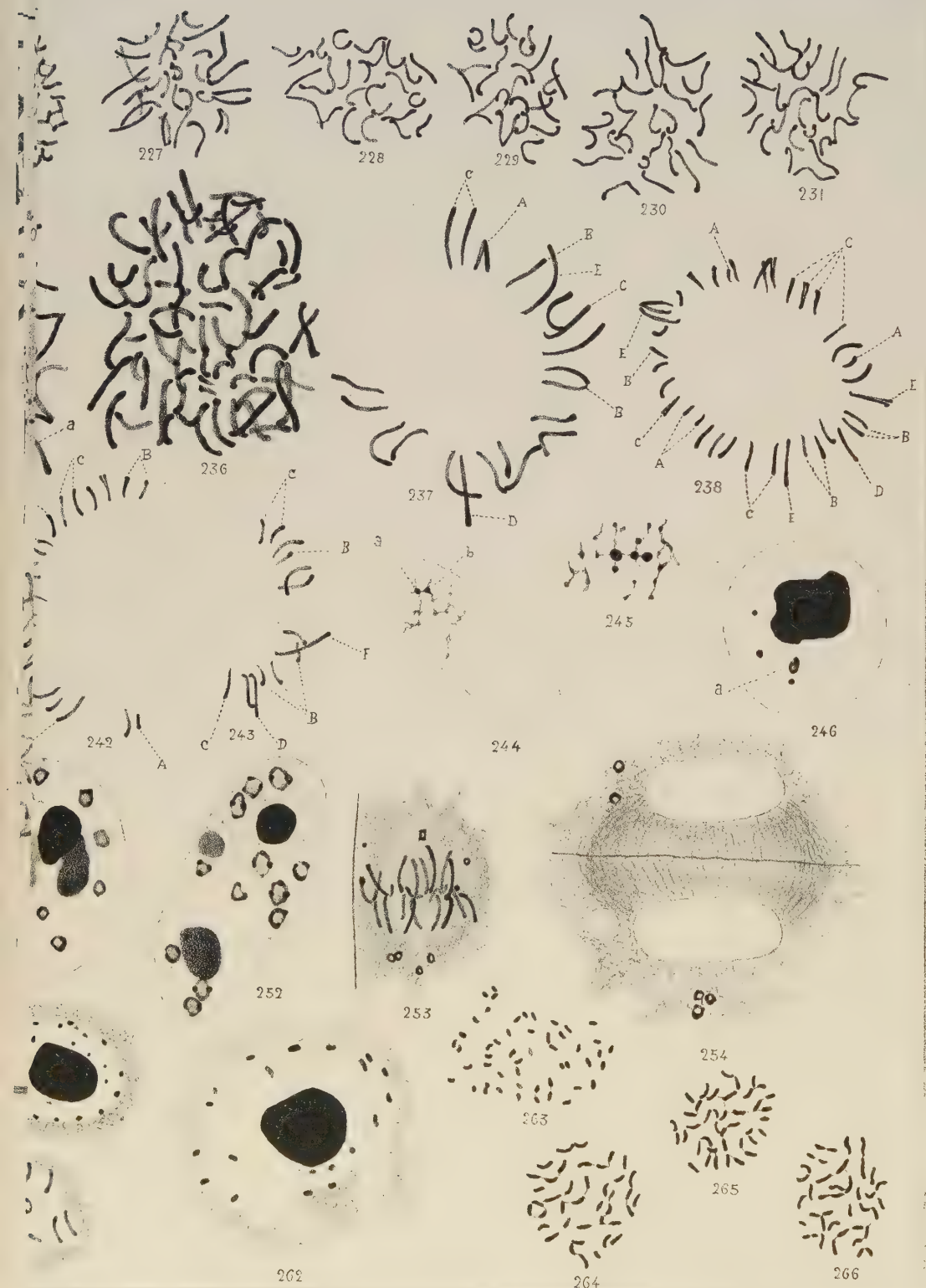
de: Polypodiacees (suite, 206, 215),
 177, Comnidaees (218-221).



9 de Liliardière ad nat. vici

Litn. H. Jacob St

Osmondacées (suite, 222); *Salviniacées* (223-226);
Nephrolepis exaltata (237); *Dryopteris setigera* (
Dryopteris spinulosa subsp. *dilatata* (249-254)
Carex ligetica (257-260); *C. plantaginea* (261)



Gilles-Brux.

J. Bessemans Sculp.

Marsiliacées (227-233). Marattiacées (234-236).
 (238-243). Woodwardia radicans (244-248).
 Phanerogames: Ephedra fragilis (255-256).
 (263). Juncus conglomeratus (264-266).

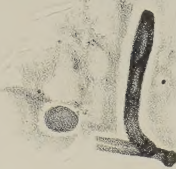
Planche IX.



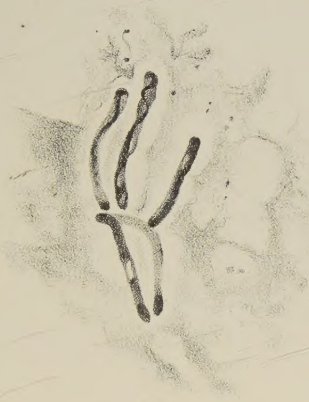
267



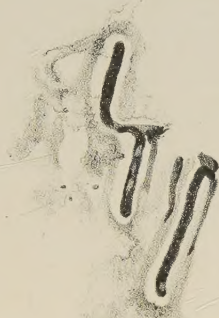
268



269



270



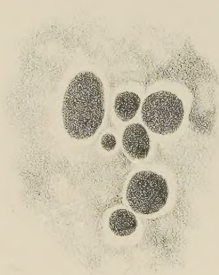
271



272



273



274

